

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ANZAHL UND MORPHOLOGIE DER
GANGLIENZELLEN IN DER GANGLIENZELLSCHICHT
DER NETZHAUT DES MENSCHEN

von

PAUL-DIETHER STEINBACH

1965

Aus der Augenklinik der Johannes Gutenberg-Universität Mainz
(Direktor: Professor Dr.med. W. Herxau)

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ANZAHL UND MORPHOLOGIE DER
GANGLIENZELLEN IN DER GANGLIENZELLSCHICHT

DER NETZHAUT DES MENSCHEN

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde der Hohen Medizinischen Fakultät

der Johannes Gutenberg-Universität Mainz

vorgelegt von

PAUL-DIETHER STEINBACH

aus Mainz/Rh.

MAINZ 1965



Dekan: Professor Dr.med. K. Thomsen
Referent: Professor Dr.med. Ottomar Oppel
Oberarzt der Universitätsaugenklinik Mainz
Korreferent: Professor Dr.med. M. Watzka
Direktor des Anatomischen Institutes
Tag der mündl. Prüfung: 22. Februar 1965

Gesamtherstellung: DITTERS BÜRODIENST MAINZ



INHALTSVERZEICHNIS

Seite

I.	Der histologische Aufbau der Retina (Eine kurzgefaßte Einleitung)	1
II.	Historische Arbeiten über die Erforschung der Retina, insbesondere der Ganglienzellen des Ganglion opticum .	2
III.	Morphologie der Ganglienzellen der Retina nach den bisherigen Arbeiten	3
	1. Allgemeine Aussagen über die Morphologie der Ganglienzellen nach neuerem Wissen	3
	2. Morphologie der Ganglienzellen und ihre Differenzierung seit Einführung der Golgi'schen und Ehrlich'schen Färbemethoden	6
	a. Arbeiten von Tartuferi und Dogiel	
	b. Ramon y Cajal's Forschungen	
	c. Veröffentlichungen nach Ramon y Cajal	
	3. Einteilung der Ganglienzellen des Ganglion opticum durch Stephan L. Polyak. Morphologie der einzelnen Zelltypen	10
IV.	Zahl der Ganglienzellen der Retina, berechnet nach den ausgezählten Schnitten	18
V.	Morphologie der Ganglienzellen, beschrieben anhand verschiedener Färbemethoden der hergestellten Präparate	30
	1. Technische Methoden	
	2. Morphologische Beschreibung	
VI.	Diskussion der Untersuchungen und ihrer Ergebnisse . . .	38
	1. Die Auszählung	
	2. Die Morphologie	
VII.	Zusammenfassung	40
VIII.	Literaturverzeichnis	41

I. DER HISTOLOGISCHE AUFBAU DER RETINA

(Eine kurzgefaßte Einleitung)

Die innere Augenhaut, die Retina, geht in ihrer Entwicklung aus einer bläschenförmigen Ausstülpung des Zwischenhirnanteils hervor. Die dem Ektoderm zugekehrte Seite teilt sich schneller als der übrige Teil des Bläschens und stülpt sich zu einem doppelwandigen Becher, dem Augenbecher, ein. Das äußere Blatt bleibt einschichtig, aber das innere mehrschicht werdende Blatt legt sich dem äußeren an.

Im inneren Blatt, der späteren Retina, differenzieren sich zuerst die Opticusganglienzellen. Stäbchen, Zapfen und die anderen zellulären Bestandteile der Retina bilden sich erst später aus. Die endgültige Ausgestaltung und Ausdifferenzierung findet erst im dritten Lebensmonat statt.

Wie bekannt, besteht die Retina aus einer lichtunempfindlichen Pars caeca und der lichtempfindlichen Pars optica. Alle Abschnitte zerfallen in das äußere Pigmentepithelblatt und das verschieden differenzierte innere Blatt aus den nervösen Elementen, das durch den Glaskörperdruck an das Pigmentepithel gehalten wird. Feste gewebliche Verbindungen bestehen nur an der Ora serrata und an der Papille, dem Austritt des Sehnerven aus dem Bulbus.

Nomenklatur der Retinaschichten

1. Das Pigmentepithel. Es entwickelt sich aus dem äußeren Blatt des Augenbechers, liegt im Leben dem inneren Blatte aufs innigste an und besteht aus mittelhohen Zellen, die reichlich melaninhaltiges Pigment enthalten. Mittels Fortsätzen umgeben die Pigmentzellen die lichtempfindlichen Stäbchen und Zapfen.

Teile des inneren Blattes

2. Stäbchen- und Zapfenschicht
3. Membrana limitans externa (äußere Grenzmembran)
4. Äußere Körnerschicht
5. Äußere plexiforme Schicht
6. Innere Körnerschicht
7. Innere plexiforme Schicht
8. Opticusganglienzellschicht
9. Opticusfaserschicht
10. Membrana limitans interna (innere Grenzmembran).

Betrachtet man die Zellelemente der Retina, so würde eine Einteilung anders ausfallen. Die Membranae limitantes interna und externa sind nichts anderes als Teile der Müllerschen Stützzellen, deren Kerne in der inneren Körnerschicht liegen. Die äußere Körnerschicht besteht aus den Zellkernen und Innengliedern der Zapfen und Stäbchenzellen.

Die äußere plexiforme Schicht setzt sich zusammen aus Anteilen der nervösen Elemente der bipolaren, amakrinen Horizontalzellen und der Stäbchen und Zapfen. Die innere plexiforme Schicht wird gebildet von den Neuriten der Bipolarzellen und den Dendriten der Opticusganglienzellen. Hinzu kommen noch zentrifugale Fasern und gliöses Gewebe.

Wir haben also in der Retina an Zellelementen nervöser Funktion: Die lichtempfindlichen Stäbchen und Zapfen, das 1. Neuron, die die Erregung weiterleitenden Bipolarzellen, als 2. Neuron, daneben Horizontalzellen, amakrine Zellen und als 3. Neuron die Ganglienzellen, deren Morphologie und Anzahl hier untersucht werden soll.

II. HISTORISCHE ARBEITEN ÜBER DIE ERFORSCHUNG DER RETINA, INSBESONDERE DER GANGLIENZELLEN DES GANGLION OPTICUM

Die Geschichte der Histologie der Retina beginnt mit Leeuwenhoek, der Ende des 17. Jahrhunderts zum ersten Mal die Netzhaut des Frosches untersuchte.

1833 beschrieb Jones Wharton als erster das Pigmentepithel. Im Jahre 1834 behauptete Treviranus, die Stäbchen und Zapfen als Endigungen der Opticusnervenfaser gesehen zu haben. Er bezeichnete diese Endigungen als "terminal papilla". Henle deckte diesen Fehler auf und stellte fest, daß die Nervenfasern keine direkte Verbindung zu den besagten "Papillen" haben.

Weitere Forschungen, die immer mehr Klarheit über den Aufbau der Retina erbrachten, schlossen sich an. 1840 beschrieb Hannover die Ganglienzellen. Hannover und Brücke sahen jedoch in den Ganglienzellen die lichtperzeptierenden Elemente der Netzhaut, die Stäbchen und Zapfen schienen ihnen nur eine lichtreflektierende Funktion zu haben.

1850 gelang es Corti nachzuweisen, daß die Nervenfasern mit den Ganglienzellen der Retina zusammenhängen. Durch die Erforschung von Müller (1857) und Schultze (1859) über die Härtung und Konservierung der Organe konnten neue und genauere Beschreibungen stattfinden.

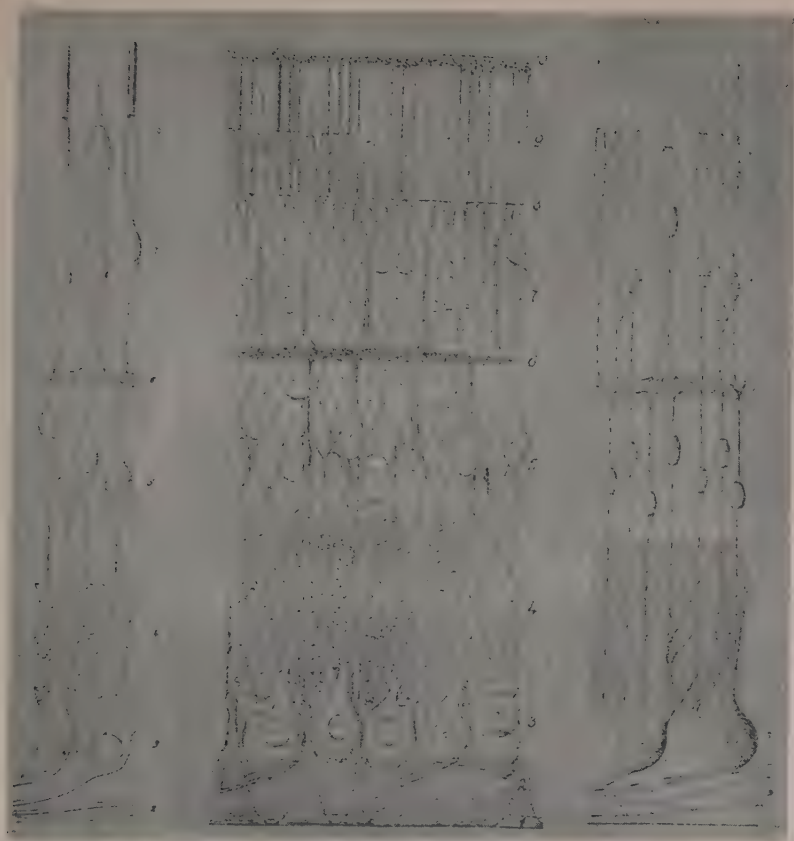


Abb. 1: (aus Polyak, The Retina, fig. 28)

Verbindungen der zellulären und fibrösen Elemente
der menschlichen Netzhaut.

Links und Mitte von Schultze (1872),
rechts von Schwalbe (1874).

- | | |
|-------------------------|-------------------------------|
| 1. Innere Grenzmembran | 2. Opticusfasern |
| 3. Ganglienzellen | 4. Innere granulierte Schicht |
| 5. Innere Körnerschicht | 6. Äußere granulierte Schicht |
| 7. Äußere Körperschicht | 8. Äußere Grenzmembran |
| 9. Stäbchen und Zapfen | 10. Pigmentepithel |

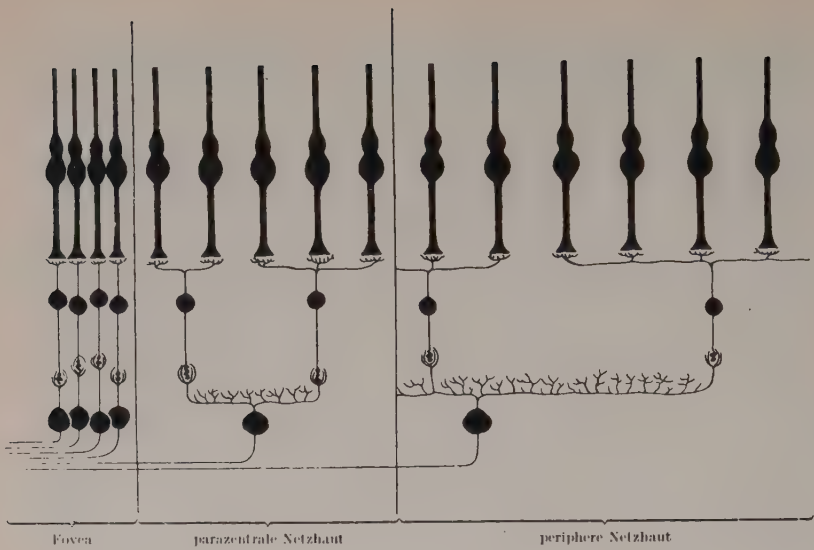


Abb. 2: Zahlenmäßige Relationen zwischen Zapfen, Bipolaren und Ganglienzellen in verschiedenen Netzhautregionen.
(Aus: Gehirn und Auge, R. Bing u. R. Brückner)

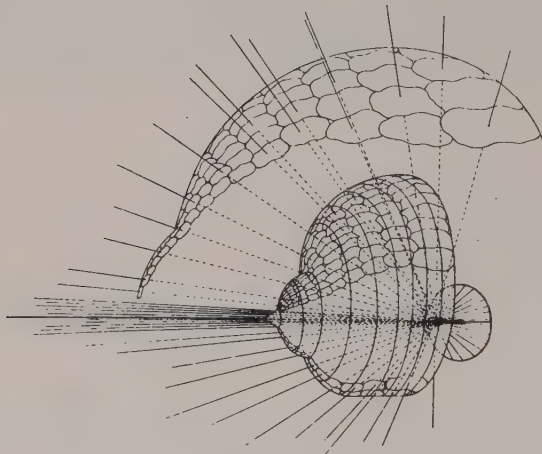


Abb. 3: Projektion des Netzhautmosaiks in den Raum.
Die senkrechte, etwas verstärkt gezeichnete Linie entspricht der Sehachse. In die Projektion ist Traquairs Insel des Sehens gezeichnet.
(Aus: Gehirn und Auge, R. Bing u. R. Brückner)

Heinrich Müller stellte 1857 die erste Schichteinteilung der Netzhaut auf. Weitere wichtige Daten gab 1874 J. Schwalbe.

Ein großer Aufschwung in der Erforschung des gesamten Nervensystems und somit auch der Retina wurde durch die Arbeiten von Camillo Golgi in Pavia und Ehrlich herbeigeführt. Golgi's Osmium-Bichromat-Silber-Färbungsmethode 1885 und 1887 und Ehrlichs vitale Methylenblaufärbung 1886 machten es möglich, einzelne Zellen in dem gesamten Wirrwarr von Zellhaufen zu betrachten.

Kallius, Golgi, Edinger, Waldeyer, Cajal, Forel und viele andere konnten dann beweisen, daß die Nervenzellen weder fest miteinander verbunden sind noch daß sie ein allgemeines Netzwerk bilden. Damit war der wichtigste Durchbruch zur Weitererforschung des Nervensystems gegeben.

1887 beschrieb Tartuferi an mit der Golgi-Methode gefärbten Präparaten die Bipolarzellen.

Neue Erkenntnisse vermittelte der russische Gelehrte Dogiel.

Am vollständigsten und klarsten legte Ramon y Cajal 1894 die Zusammenhänge der nervösen Elemente der Retina dar. Doch mußten, obwohl Greif glaubte, daß damit die Erforschung der Netzhaut zu einem gewissen Abschluß gelangt war, noch viele große Wissenschaftler wirken, bis das erkannt war, was wir heute über den Aufbau der Netzhaut wissen.

III. MORPHOLOGIE DER GANGLIENZELLEN DER RETINA NACH DEN BISHERIGEN ARBEITEN

1. Allgemeine Aussagen über die Morphologie der Ganglienzellen nach neuerem Wissen

Die Ganglienzellen, die in der Ganglienzellschicht der Retina liegen, sehen mehr als alle anderen Zellen der Netzhaut nach Nervenzellen aus.

Kleinere Zellen sind charakteristisch für die Area centralis, während in der Peripherie die größeren Zellen überwiegen. Die kleinsten Ganglienzellen liegen gehäuft um die Fovea centralis, während sie nach der Ora serrata hin immer seltener werden.

Die Abnahme der Ganglienzellen zur Peripherie hin ist dadurch ermöglicht, daß eine Ganglienzelle in der weiteren Entfernung von der Fovea mit einer größeren Anzahl von Sehelementen (unter Zwischenschaltung der Bipolar-

zellen) in Kontakt steht, als es in der Area centralis der Fall ist, wo jede Ganglienzelle nur mit einem Zapfen in Verbindung steht. Funktionell entspricht dies der plastischen Konstruktion des Gesichtsfeldes von Traquairs.

In der Fovea selbst finden sich keine Ganglienzellen oder sind nur vereinzelt zu sehen. Am Rande der Fovea, dem Clivus, nimmt ihre Zahl rasch zu. Die Ganglienzellen liegen am Macularand bis zu sieben Reihen übereinander. Dann nimmt die Schichtdicke langsam wieder ab bis zu einer Reihe von dicht aneinanderliegenden Ganglienzellen. Je näher man aber der Ora serrata kommt um so geringer wird die Zellzahl, und 0,5 mm vor Beginn der Pars caeca finden sich nur noch vereinzelt Zellen. Die Ganglienzellschicht und die Opticusfaserschicht haben sich hier schon aufgelöst. Um die Fovea beträgt die Dicke der Ganglienzellschicht nasal 0,057 - 0,085 mm und temporal 0,045 bis 0,075 mm (Kolmer).

Zwischen den Ganglienzellen breitet sich die Neuroglia aus. Die Dendriten der Ganglienzellen verzweigen sich stets in der inneren plexiformen Schicht. Die Neuriten ziehen zur 9. Schicht, um sich in der Papille zum Nervus opticus zu vereinigen. Nach dem Austritt aus der Lamina cribrosa erhalten die Fasern ihre Myelinscheide. Die Neuriten zeigen verschiedenste Dicken. Die stärksten haben den fünffachen Durchmesser der dünnsten Fasern. Allgemein wird behauptet, daß Fasern großen Kalibers von großen Zellen stammen und dünne Fasern sich von kleinen Zellen ableiten.

In der Macula fehlen die Opticusfasern völlig. Vom Macularand ab wird diese Schicht rasch dicker, um zur Peripherie hin sich wieder zu verschmälern. Außer den bisher erwähnten Neuriten der Ganglienzellen finden sich in der Opticusfaserschicht auch zentrifugale Fasern, die in der 7. Schicht oder noch weiter außen enden.

Das Aussehen der Ganglienzellen ändert sich von der Fovea zur Peripherie hin. In der Zentralgegend sind verschiedene Zellarten zu unterscheiden; es überwiegen die Zwerg-Ganglienzellen (s). Mit Ausnahme der Riesen-Ganglienzellen (r) werden alle Zellarten in allen Netzhautbereichen gefunden. Die Größe der Ganglienzellen schwankt zwischen $10-30\mu$ (Müller 1856, Ritter 1864, Schwalbe 1883).

Das Aussehen der meisten bipolaren Ganglienzellen (s) ist oval oder bipolar-elliptisch, mit der langen Achse radiär gestellt. Die größeren Typen sind kugelförmig, multipolar unregelmäßig oder auch bipolar.

Jede Ganglienzelle besitzt einen oder mehrere Dendriten die sich in kleinere Fasern aufzweigen. Wie schon gesagt, liegen diese Dendriten in der 7. Schicht

der Netzhaut. Einige Ausnahmen sind gefunden worden, in denen die Dendriten bis in die äußeren Schichten der Retina reichten, wo sie Verbindungen mit Zapfen und Stäbchen haben sollen. Nach Polyak scheint es sich bei solchen Ausnahmen aber meist um Kunstfehler zu handeln.

Die Zahl, Dicke und Länge der Hauptdendriten und ihre Art der Verzweigungen schwanken zwischen äußersten Grenzen. Die Charakterisierung der Dendriten ist von dem Gebiet der Retina abhängig. Kleinere Ganglienzellen zeigen eine geringere Dendritenzahl und Verzweigung als die in der Peripherie liegenden großen Zellen. Hier ist die Ausbreitung der Dendritenäste ausladender als in der Area centralis.

Wie jede andere Nervenzelle der Netzhaut ist auch die Ganglienzelle eine vollständige morphologische und histologische Einheit. Mit keiner anderen Zelle gehen die Ganglienzellen physikalische Verbindungen ein. Den einzigen Zusammenhang mit anderen Nervenzellen bilden die synaptischen Kontakte.

Die erste Station, in der die durch Stäbchen und Zapfen entstandene Erregung zusammengefaßt wird, sind die Ganglienzellen. Sie stellen Sammelstationen dar. Die kleinsten Zellen aber nehmen nur Erregungen aus einem Sinneselement auf. Die Zahl der Ganglienzellen ist ein Gradmesser für die Feinheit der Auflösung der Sinneseindrücke.

Bucciante und Lorenzi untersuchten 1929 das Verhältnis von Stäbchen und Zapfen zu den Ganglienzellen beim Rund und bei der Maus. Beim Rind kamen nach ihrer Berechnung 4 604 Sinneszellen auf eine Ganglienzelle, bei der Maus war das Verhältnis 8 918 : 1.

Bei Nissl-Färbungen sieht man in der Ganglienzelle einen Kern mit spärlichem Chromatin und einem großen Nucleolus. Das Cytoplasma enthält Tigroidsubstanz, die um so größer und zahlreicher ist, je größer der Zellkörper ist. Gewöhnlich bilden die Nissl-Schollen nur einen, ziemlich an der Peripherie des Perikaryons gelegenen, Ring. In kleinen Zellen ist das Chromatin lichter, zarter und diffus verteilt. In sehr großen Zellen sieht man das Chromatin in großen Schollen kreisförmig angeordnet, so daß ein 5μ breiter Raum um den Kern ausgespart bleibt. Der Achsenzylinderhügel bleibt frei von Nissl-Substanz, wie es auch bei anderen Nervenzellen der Fall ist. Das Fibrillengerüst der Retina-Ganglienzellen wurde erstmals von Embden (1909) mit Beth's Fibrillenmethode nachgewiesen. In den großen Ganglienzellen zeigt es die Anordnung wie in den Vorderhornzellen des Rückenmarkes. In den kleinen Zellen stellt es sich mehr als diffuses Netzwerk um den

Kern dar. Das Diplosom, das sehr klein ist, wird zuweilen neben dem Kern in Richtung zum Achsenzylinderabgang gefunden, entzieht sich aber in dicken Schnitten der Sicht durch die überlagernden Nissl-Schollen.

Wie in anderen Nervenzellen des Zentral-Nervensystems finden sich auch in den Ganglienzellen der Retina die Golgiapparate, die zuerst von Ramon y Cajal dargestellt wurden. Sie erstrecken sich in der Opticusganglienzelle im Cytoplasma rings um den Kern. Sie bilden, wie auch sonst, verzweigte Netze mit einzelnen freien Ausläufern in Richtung der Dendriten.

Collin beschrieb 1913 die Mitochondrien in den Ganglienzellen der Netzhaut. Der Neurit, erstmals als Achsenzylinder von Corti 1850 beschrieben, entspringt meist am unteren Pol der Zelle, selten nur von der Basis eines Dendriten. Er verläuft dann ziemlich horizontal in der Opticusfaserschicht, radiär zur Papille konvergierend.

Wenn man nur einzelne Zellen mit all ihren Fortsätzen in einem bestimmten Areal anfärbt, gewinnt man bei manchen Zellen den Eindruck, daß eine einzelne Zelle Erregungen aus einem Umkreis bis zu 1 - 1,5 mm Durchmesser aufnimmt. Dabei überkreuzen sich die Dendriten benachbarter Neurone außerordentlich, so daß angenommen werden muß, daß Erregungen eines Netzhautbezirkes auf verschiedene Ganglienzellen übertragen werden.

Fast alle diese Erkenntnisse, besonders die Erforschung der feineren Struktur der Ganglienzellen, wurden an Netzhäuten niederer und höherer Wirbeltiere gewonnen.

2. Morphologie der Ganglienzellen und ihre Differenzierung seit der Einführung der Golgi'schen und Ehrlich'schen Färbemethoden

a. Arbeiten von Tartuferi und Dogiel

Im Jahre 1887 unterschied Tartuferi zwei Arten von Ganglienzellen, eine große Art, möglicherweise die Riesen-Ganglienzellen der heutigen Einteilung, mit vielen dicken Dendriten und eine kleine Zellart mit horizontal gerichteten Dendritenverzweigungen, die dicht an der Ganglienzelle selbst liegen. Diese kleineren Zellen können den heutigen o-Zellen entsprechen. Doch brachten diese Erforschungen wenig Klarheit über die wirklichen Zusammenhänge mit den anderen Nervenzellen der Retina.

Größeren Erfolg hatten die Arbeiten von Dogiel (1891), der mit der Methylenblaumethode arbeitete, während Tartuferi die Golgimethode angewandt hatte.

Dogiel unterscheidet zwei Haupttypen von Ganglienzellen:

1. Ganglienzellen mit von allen Seiten des Zellkörpers abgehenden Dendriten,
2. Ganglienzellen, bei denen alle Dendriten von einem gemeinsamen Hauptdendriten ausgehen.

In seiner Beschreibung finden wir dann vier Zellarten.

- a. Ganglienzellen mit flachen Dendriten in der untersten Reihe der inneren plexiformen Schicht (vergleichbar mit den heute als o-Typen bezeichneten Zellen).
- b. Ganglienzellen mit flachen langen Dendriten, die jedoch gegenüber den ersten weiter in die innere plexiforme Schicht hineinreichen (hiermit scheinen die Riesenzellen (r) gemeint zu sein, obwohl sie nicht als so groß beschrieben sind).
- c. Zellen mittlerer Größe, deren Dendriten durch die innere plexiforme Schicht ziehen und sich in deren äußerster Lage verteilen.
- d. Eine seltenere Art von Ganglienzellen, die er bei Vögeln, niederen und manchen höheren Säugetieren beschrieb, deren Dendriten in die oberste Reihe der inneren plexiformen Schicht ziehen und sich hier aufzweigen. Ihre Funktion verglich er mit den in die 6. Schicht verlagerten Ganglienzellen. Die Neuriten aller Ganglienzellen ziehen in die 9. Schicht, so beschreibt er, und geben seiner Meinung nach Kollateralen ab. Da er ein Anhänger der Anschauung war, das Nervensystem sei ein Netzwerk, nahm er an, daß jede Ganglienzelle um sich ein Netz bilde, mit dem sie mit den anderen Ganglienzellen und den Bipolarzellen in Verbindung stehe. Dieser Tatsache zufolge mußte er konsequenterweise vier Nervenetze in der inneren plexiformen Schicht annehmen.

b. Ramon y Cajal's Erforschungen

Ramon y Cajal gab die vollständigste Erklärung über die Ganglienzellen, wie auch über andere Fragen der feineren Struktur der Netzhaut (1888-1911). Anhand der von ihm untersuchten Präparate von Säugetieren beschrieb er fünf Arten von Ganglienzellen:

1. Einsichtig liegende, gewöhnlich bipolare Zellen, mit einem dicken Dendriten - seltener zwei oder mehr -, der sich in eine flache horizontale Baumkrone aufzweigt, die in jeder Reihe der inneren plexiformen Schicht liegen kann. Der Neurit der Zelle zieht in die 9. Schicht. Von dieser Zellart gibt es große, mittlere und kleine Zellen. Die Größe ist abhängig von der Zellkörpergröße, der Ausdehnung der Dendritenverzweigung und der Län-

ge der Hauptdendriten. Dieser Zelltyp erinnert an die m-Ganglienzellen der Einteilung nach Polyak.

2. Zwei- und mehrschichtig liegende Ganglienzellen, viele von großem Ausmaß mit zwei bis drei Dendriten, andere aber wieder mittelgroß bis klein. Ihre Dendriten wenden sich sofort nach Austritt aus dem Zellkörper in horizontale Richtung in eine der innersten Zonen der 7. Schicht, um sich dann wieder aufwärts zu drehen und in eine der obersten Reihen zu ziehen. In jeder Reihe gibt der Dendrit kleine Äste ab, die ein inneres und äußeres Geflecht bilden in der 5. und 2. Zone der inneren plexiformen Schicht (die 7. Schicht der Retina wird von innen nach außen in fünf Zonen oder Reihen unterteilt). Diese Art der Ganglienzellen erinnert an die n- oder p-Zellen.

3. Eine weniger zahlreiche Art von kleinen Zellen mit drei, vier oder fünf Dendriten, die sich schräg drehend in alle Zonen der 7. Schicht verteilen (ähnlich den n-Zellen).

4. Doppelzellen, die auch von Dogiel und Greef gesehen wurden, deren Dendriten nur in eine Zone auswachsen.

Keine von diesen Zellen ist in den letzten Jahrzehnten von irgendeinem Histologen bei den Primaten gesehen worden. Polyak ist der Meinung, daß es sich hierbei um Artefacte oder Scheinbilder gehandelt haben muß.

5. Seltene, in der inneren plexiformen Schicht liegende Ganglienzellen, mit langen Dendriten, die in die oberste Zone der 7. Schicht reichen.

Ganglienzellen, die in der inneren Körnerschicht liegen und von Dogiel beschrieben wurden, bestätigt Cajal nicht. Wie seine Vorgänger teilt auch er jeder Ganglienzelle nur einen Neuriten zu. Im Gegensatz zu Dogiel, Marenghi, Ebner und Kallius fand er jedoch nirgends Anzeichen dafür, daß die Neuriten Kollateralen abgeben.

In der Zentralgegend, die er an Vogelpräparaten untersuchte, stellte Cajal fest, daß hier die Ganglienzellen und ihre Dendriten kleiner sind als in der Peripherie.

Cajal vermutete, daß die Ganglienzellen von den bipolaren Nervenzellen der inneren Körnerschicht, die mit den Stäbchen und Zapfen in Kontakt stehen, nervöse Impulse erhalten.

Er schließt die Möglichkeit nicht aus, daß die Ganglienzellen auch mit den amakrinen Zellen Synapsen eingehen, doch bedauert er den Mangel an klaren Beweisen dieser Behauptungen.

c. Veröffentlichungen nach Ramon y Cajal

Kallius beschrieb im Jahre 1894 drei Arten von Opticusganglienzellen.

1. Zellen, deren Dendriten sich in alle Zonen der inneren plexiformen Schicht ausbreiten.
2. Zellen, deren Dendriten sich in zwei bis drei Zonen auswachsen.
3. Zellen, deren Dendriten sich nur in einer Zone der 7. Schicht ausbreiten.

Die Größe der Ganglienzellen variiert in den verschiedenen Arten. Keine Neuerungen ergaben sich durch die Arbeiten von Bach (1895), Hosch (1895), Marenghi (1900) in bezug auf die Morphologie der Ganglienzellen.

Oshinomi (1940) teilt die Ganglienzellen folgendermaßen ein:

1. Große spindelförmige Zellen,
2. Kleine spindelförmige Zellen,
3. Große multipolare Zellen,
4. Mitttelgroße multipolare Zellen,
5. Kleine multipolare Ganglienzellen.

Diese Einteilung basiert nur auf einem Merkmal. Sie gibt deshalb nur wenig Auskunft über Charakteristisches einzelner Zellen.

Es ist nicht möglich, die Ganglienzellen nur auf Grund ihrer verschiedenen Zellkörpergröße einzuteilen. In der Gegend der Fovea centralis sind alle Ganglienzellen kleiner als in der Peripherie; dennoch sind diese Zellen keine besondere Art, sondern nur eine kleinere Variation der peripher liegenden größeren Zellen. Die Einteilung der Ganglienzellen muß nach Größe und Dendritenverzweigung vorgenommen werden.

Kolmer beschrieb im Jahre 1936 die Zwerg-Ganglienzellen (s) als die Hauptinstrumente, die mit den Zwerg-Bipolarzellen und den Zapfen, die feineren Funktionen des Sehaktes ermöglichen sollen.

Die umfassendsten und bis heute meistbeachteten Forschungen und Beschreibungen der Retina stammen von dem Amerikaner Stephan L. Polyak, die er im Jahre 1941 veröffentlichte. Es ist das größte und wohl wichtigste Werk, das bis zum heutigen Tage über die Histologie, Morphologie und Physiologie der Retina erschienen ist. Danach kam auf diesem Gebiet nur wenig Neues hinzu. Deshalb war es erforderlich, sich im folgenden Abschnitt dieser Arbeit hauptsächlich an dieses Werk zu halten.

3. Einteilung der Ganglienzellen des Ganglion opticum durch Stephan L. Polyak Morphologie der einzelnen Zelltypen

- a. Diffuse Ganglienzellen:
 - aa. Sonnenschirmzellen, m-Ganglienzellen,
parasol-Ganglions
 - ab. Buschzellen, n-Ganglienzellen,
shrub-Ganglions
 - ac. Kleine diffuse Zellen, o-Ganglienzellen,
small diffuse Ganglions
 - ad. Girlandenzellen, p-Ganglienzellen,
garland-Ganglions
 - ae. Riesenzellen, r-Ganglienzellen,
giant-Ganglions
- b. Monosynaptische Ganglienzellen:
Zwerg-Ganglienzellen, s-Ganglienzellen,
Midget-Ganglions.

Die Zellen sind unterschieden nach Größe, Ausbreitung der Dendriten, Aussehen und der Art ihrer Synapsen.

a. Diffuse Ganglienzellen:

- aa. Sonnenschirmzellen, m-Ganglienzellen, Parasol Ganglion Cell

Die Zellform ist kugelförmig oder oval. In der Peripherie sind die Zellen sehr groß, in der Zentralgegend nur von mittlerer Größe. In der Peripherie wird ihre Gestalt etwas unregelmäßig.

Macula-Nähe: Die Ganglienzellen liegen meist oberflächlich, seltener tief in der Schicht der übrigen Zellen.

In der Peripherie kann der Zellkörper auch gelegentlich in der inneren reticulären Schicht liegen. Die Dendritenverzweigung erinnert in ihrer Gesamtausdehnung an einen Sonnenschirm. Ein Hauptdendrit, der von der Zelle ausgeht, teilt sich in der 7. Schicht und bildet "pinienähnliche" Verzweigungsformen. Besonders regelmäßig in der Peripherie gehen von der Zelle zwei oder mehr Hauptdendriten ab. Oft entspringen auch dünne Nebendendriten direkt aus dem Zellkörper.

Meist ist es so, daß die Sonnenschirmzellen, die weit außen nach der inneren reticulären Schicht zu liegen, ihre Dendriten weiter in diese Schicht hin-

ein aussenden als diejenigen Zellen, die mehr nach der Nervenfaserschicht zu liegen. In der Zentralgegend ist der Dendritenbaum nicht so groß wie in der Peripherie. Er ist hier in seinem Umfang nicht größer als die Zelle selbst. In der Peripherie kann die Verzweigung jedoch ein Vielfaches der Zellkörpergröße erreichen.

In seltenen Fällen ist der Zellkörper der m-Ganglienzelle in andere Schichten verlagert. Die Dendriten dieser Zellen ziehen auch zur inneren reticulären Schicht. Der Neurit dieser sogenannten Dogiel-Zellen nimmt seinen Ursprung aus einem Hauptdendriten und zieht durch die 7. und 8. Schicht zu den übrigen Opticusfasern.

Die Neuriten der normalgelegenen m-Zellen sind in der Gegend der Macula mitteldick, weiter zur Ora serrata zu, wo größere Zellen gefunden werden, sind auch die Neuriten von größerer Stärke. Manchmal ist der Neurit in der Nähe des Zellkörpers besonders dick, nimmt aber in seinem Verlauf an Kaliber rasch ab. In der Zentralgegend haben die Dendriten der m-Zellen mit den Endbäumchen von fünf bis sieben Bipolarzellen Kontakt, in der Peripherie sind es mehr Kontaktzellen.

Hauptsächlich zeigen die m-Ganglienzellen Synapsen mit den e-, f- und h-Bipolarzellen.

Wenn die Zelle an die 7. Schicht angrenzt, gewinnen die Dendriten auch Kontakt mit den Telodentren der d- und i-Bipolarzellen und den amacrinen Zellen.

In der Zentralgegend kommt es manchmal vor, daß eine kleine Sonnenschirmzelle nur mit einer e-Bipolarzelle in Synapse steht.

Die m-Ganglienzellen sind überall in der Retina vorhanden. Große Zellen sind dort anzutreffen, wo die 8. Schicht nur noch von einer Reihe von Ganglienzellen gebildet wird.

Schon beim sechs Monate alten Feten sind die Ganglienzellen vom Typ der m-Zellen zu finden, die im achten Monat fast ganz entwickelt sind. Beim acht Monate alten Feten ist das Verhältnis von m- zu s-Ganglienzellen wie 1 : 30 bis 1 : 50 (Polyak).

ab. Busch-Ganglienzellen, n-Ganglienzellen, Shrub Ganglion Cell (Polyak)

Der Zellkörper ist von kugelig oder elliptischer Form. Im allgemeinen ist er nicht groß, besonders klein wird der Zellkörper wiederum in der Zentralgegend.

Der Zellkörper liegt oft in der obersten Reihe der Ganglienzellschicht. Meist scheinen die Zellen jedoch tiefer zu liegen, sogar bis an die Nervenfaserschicht heran. Am oberen Ende des Zellkörpers entspringen die Dendriten, bis zu vier an der Zahl. Sie verzweigen sich dichotomisch in sekundäre und tertiäre Äste. Sie weisen in verschiedene Richtungen, so daß die Verästelungen oft bizarre Formen annehmen, da diese oft noch kleine Zweige abgeben. Die Dendritenverzweigung erinnert oft an die Ranken von Kletterpflanzen und ist ganz verschieden von den Dendriten der dornig aussehenden Baumkrone der Sonnentrommelzelle. Die Verzweigungen der n-Ganglienzellen in der inneren reticulären Schicht sind sehr viel ausladender als die der s-Zellen und der mittelgroßen m-Zellen. An den Grenzen der inneren reticulären Schicht zur 6. und 8. Schicht ist das Netz der Dendritenverzweigungen dichter als in den anderen Zonen, jedoch ist kein Gebiet der 7. Schicht frei von den Verästelungen der n-Zellen.

In der Gegend der Fovea ist die Verzweigung verhältnismäßig begrenzt, in der Peripherie sind die Dendriten und ihre Verästelungen ausladender und extensiver.

Liegt der Busch-Ganglienzellkörper tief in der 8. Schicht, wie es oft der Fall ist, so sendet er ein oder auch zwei Hauptdendriten aus, die sich an der Grenze zur 7. Schicht dann aufteilen.

Besonders bemerkenswert ist noch die Bildung von Dendritennestern durch kleinste Verzweigungen. Bei genauer Betrachtung erscheint es, als ob diese Nester die Baumspitzen der Zwerg-Ganglienzellen mit den Zwerg-Bipolarzellen verbinden.

Vereinzelte sind auch Dendriten anderer Ganglienzellen und Endbäumchen anderer Bipolarzellen in demselben Korb vermischt. Die Verzweigungen der Buschzellen überschneiden sich sowohl untereinander als auch mit anderen Ganglienzellen. Der Neurit der Buschzelle, der im Verhältnis zur Zelle in der Peripherie dicker ist, entspringt meist am unteren Pol des Zellkörpers, seltener von der Seite oder von einem Dendriten abgehend. Der Neurit zieht in die 9. Schicht.

Die Buschzellen haben Synapsen mit allen Bipolarzellen, besonders mit den e- und f-Zellen, aber auch mit denen vom h- und d-Typ. Jede n-Ganglienzelle hat mit mehreren Bipolarzellen Kontakt. Gelegentlich ist die Synapse mit den d-Bipolarzellen so innig, daß auf eine geschlossene anatomische und funktionelle Einheit geschlossen werden könnte (Polyak).

In der Zentralgegend treten bis zu 6 h-Zellen mit einer Buschzelle in Kontakt, in der Peripherie sind es mehr als zweimal soviel.

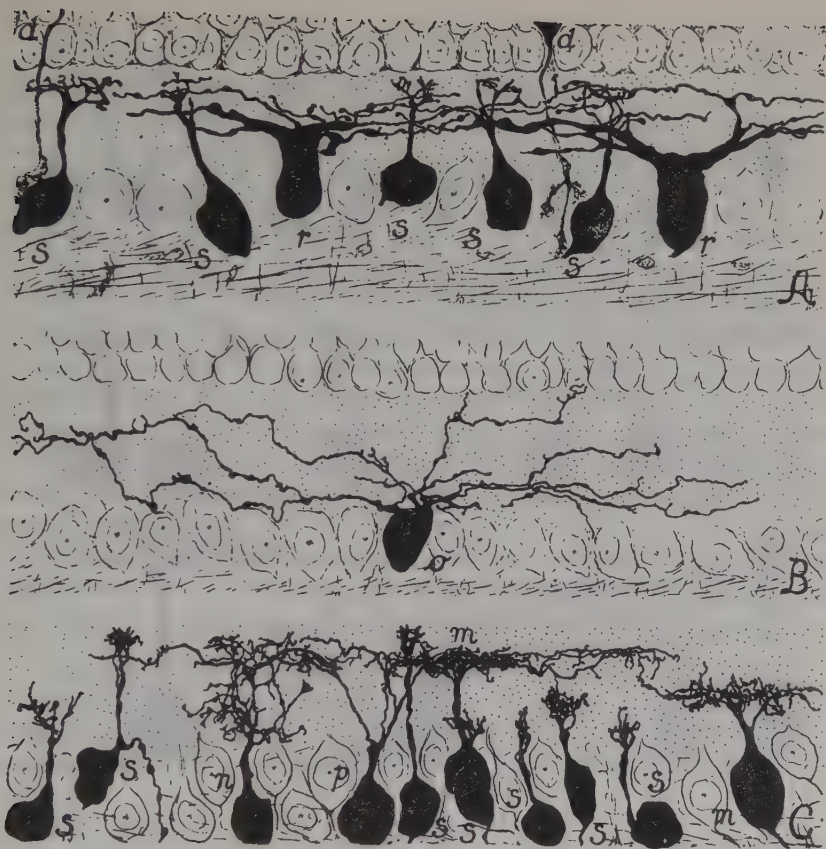


Abb. 4: (aus Polyak, The Retina, fig. 69)

Verschiedene Ganglienzelltypen in der Retina von "Rhesus Macacus", nach der Golgi-Methode gefärbt, Zeichnung. m = Sonnenschirmzellen, n = Buschzellen, o = kleine diffuse Ganglienzellen, p = Girlandenzellen, r = Riesenzellen, s = Zwerg-Ganglienzellen.

A = Mittlere Peripherie, B = nahe Peripherie, C = perifoveale Region.



Abb. 5: (aus Polyak, The Retina, fig. 70)

Verschiedene polysynaptische und monosynaptische Arten von Ganglienzellen aus der Retina von "Rhesus Macacus", gefärbt nach Golgi, Zeichnung, Bezeichnungen wie in Abb. 4.

A = Fovea nahe der Mitte, B = am Rande der Fovea, C = Para- und Perifovealgegend, D = nahe Peripherie, E = mittlere Peripherie.

Busch-Ganglienzellen werden beim sechsmonatigen Feten gefunden. Vom achten Monat ab haben sie alle charakteristischen Merkmale wie beim Erwachsenen, wenn auch die Dendritenverzweigungen nicht bei allen Buschzellen so stark ausgeprägt ist.

ac. Kleine diffuse Ganglienzellen, o-Ganglienzellen,
Small Diffuse Ganglion Cell (Polyak)

Diese dritte Art der Ganglienzellen mit ihren flachen, etwas undeutlichen Dendriten hat einen runden, kleinen Zellkörper, nicht größer als die Zwergzellen derselben Schicht. Die o-Ganglienzellen liegen an der Grenze zur 7. Schicht. Die dünnen, sich schlängelnden langen Dendriten teilen sich nur selten. Ziemlich regelmäßig haben sie in ihrem Verlauf leichte Anschwellungen. Nur selten entspringen die Dendriten direkt aus dem Zellkörper, meist finden sie ihren Ursprung aus einem Hauptdendriten. Die Äste breiten sich horizontal nahe der Ganglienzellschicht mit einem großen Ausdehnungsgebiet in der inneren reticulären Schicht aus. Der dünne bis mittelstarke Achsenzylinder zieht in die Nervenfaserschicht.

Die synaptischen Verbindungen der kleinen diffusen Ganglienzellen sind mannigfaltig. Sie gehen Kontakte mit allen Arten von Bipolarzellen ein. Obwohl die Dendritenausbreitung sehr weitläufig ist, ist die Zahl der Synapsen der einzelnen Zelle gering, weil jede Zelle nur wenige Dendriten besitzt.

Vom achten Fetalmonat ab sind in der Ganglienzellschicht der Retina o-Ganglienzellartige Gebilde zu erkennen, deren Dendritenverästelungen jedoch sehr gering sind. Beim Neugeborenen sind die Dendriten schon weiter ausgewachsen. Die Ausbreitung der o-Ganglienzelldendriten beträgt 150 bis 170 μ , bei den s-Zellen ist die Ausdehnung der Dendritenbaumkrone nur bis 30 μ im Durchmesser.

ad. Girlanden-Ganglienzellen, p-Ganglienzellen,
Garland Ganglion Cell (Polyak)

Die Girlandenzellen, die einen großen, lockeren und weitverzweigten Dendritenbaum besitzen, haben einen spindelförmigen bis kugeligen Zellkörper von verhältnismäßig geringem Durchmesser. Meist liegen diese Zellen in der obersten Reihe der Ganglienzellschicht.

Die wenigen Hauptdendriten, die aus dem Zellkörper entspringen, teilen sich in der inneren reticulären Schicht in viele Dendriten auf, die sich wie-

derum in eine Unzahl von kleinen Ästen aufzweigen. Diese Endaufteilungen ziehen nach verschiedensten Richtungen und kommen alle nahe der inneren Körnerschicht zu liegen. Die Ausbreitung der Dendriten mit ihren Ästen erinnert oft in ihrer Verteilung an Girlanden.

Diese Endverästelungen der p-Zellen verflechten sich mit den Dendriten anderer Ganglienzellen. Sie bilden Dendritenkörbe, in die die Endbäumchen der e- und f-Bipolarzellen eingehüllt sind. Die Verzweigungen gehen oft über 500 der kleinen Ganglienzellen hinweg.

Der dünne bis mittlere Neurit zieht in die 9. Schicht. Synapsen gehen die p-Ganglienzellen mit den e-, f-, h-Bipolarzellen ein. Auch Kontakte mit den d-Bipolarzellen sind beobachtet worden, die sogar manchmal Kontakte mit den Zellkörpern der Girlanden-Ganglienzellen eingehen. Eine p-Zelle hat Synapsen mit hundert, in der Peripherie bis tausend Bipolarzellen. Allein die e- und f-Zellen betragen mehr als 50 Stück.

Ab dem 6. Fetalmonat lassen sich Girlanden-Ganglienzellen in der Retina erkennen, wenn auch die Dendritenverzweigung noch kompakter und geringer ist als in späteren Monaten. Schon im achten Monat sind die Charakteristika stärker ausgebildet. Die Dendriten überkreuzen sich mit den anderen Ganglienzellen. Beim Neugeborenen sehen die p-Zellen schon fast wie beim Erwachsenen aus. Man findet die Girlandenzellen beim Erwachsenen sowohl in der Fovealgegend als auch in der Peripherie. Die Dendritenlänge übertrifft die der s-Ganglienzellen um das 15- bis 20-Fache.

ae. Riesen-Ganglienzellen, r-Ganglienzellen, Giant Ganglion Cell (Polyak)

Bemerkenswert sind die Riesen-Ganglienzellen, wie der Name schon sagt, wegen der Größe ihrer Zellkörper und ihrer Dendriten. Der große unregelmäßige Zellkörper liegt in der Ganglienzellschicht gewöhnlich so weit in der Peripherie, daß die Zellschicht hier nur noch eine lockere Reihe von Zellen bildet. Vom oberen Ende des Zellkörpers gehen dicke Hauptdendriten aus, die sich in sekundäre und tertiäre Dendriten aufteilen, ähnlich den Ästen eines alten knorrigen Baumes. Die Zweige verteilen sich in der ganzen inneren reticulären Schicht. Die dicken Dendriten sind mit zahlreichen "Dornen", starken, spitzen Fortsätzen, besetzt und meist mit Verdickungen behaftet. Bei manchen Zellen entspringen alle Dornen von der der Sclera zugewandten Seite, bei anderen von der dem Glaskörper hin gerichteten Seite der Dendriten. An ihren angeschwollenen Enden sind diese Dornen frei, an ihren entgegengesetzten Polen sind sie mit den Dendriten verschmolzen.

Ein dicker Neurit wird in die 9. Schicht abgegeben. Beim Neugeborenen sind

schon typische Riesenzellen zu sehen. Ihre Dendritenausbreitung beträgt im Durchmesser oft 350μ und mehr. Die zahllosen Dornen, mit denen die Dendriten besetzt sind, stehen vorwiegend vertikal.

b. Monosynaptische Ganglienzellen

Zwerg-Ganglienzellen, m-Ganglienzellen,
Midget Ganglion Cell (Polyak)

Die Zwerg-Ganglienzellen haben nur eine Synapse mit einer h-Bipolarzelle. Die s-Zellen sind sehr kleine Zellen von gleichförmigem Aussehen. Auch die Dendriten sind immer gleichgestaltet. Diese Ganglienzellen sind außerordentlich zahlreich, in der Gegend der Fovea centralis scheint es, als kämen sie hier ausschließlich vor. Der Zellkörper ist oval bis spindelförmig. Bis auf Ausnahme einiger o-Ganglienzellen sind die s-Zellen, besonders in der Area centralis, die kleinsten Zellen der 8. Schicht. In der Peripherie sind sie oft doppelt so groß. Die Längsachse der Zelle steht radiär. Nur selten liegt der Zellkörper außerhalb der Ganglienzellschicht. Vom oberen Pol der Zelle entspringt ein Hauptdendrit, der zur inneren Reticulärschicht zieht. Nur in der Peripherie entspringen zwei bis drei Hauptdendriten aus dem Zellkörper, aber auch hier ist dies als eine Seltenheit zu betrachten.

In seinem Verlauf zieht der Dendrit leicht gewunden an den anderen Ganglienzellen vorbei. In der 7. Schicht ist sein Verlauf gerade und senkrecht zur Retinafläche. In seinem Verlauf kann sich die Dicke des Dendriten etwas ändern. In der inneren reticulären Schicht teilt sich der Hauptdendrit in kleine, kurze Äste, die eine dichte Baumkrone bilden, ähnlich einem jungen Obstbaum. Die Äste zeigen an ihren Enden kleine Knötchen.

Je nachdem, ob der Hauptdendrit bis nahe an die innere Körnerzone reicht und sich dann erst aufzweigt, oder ob sich der Hauptdendrit gleich nach dem Eintritt in die 7. Schicht aufteilt, unterscheidet man lange und kurze s-Ganglienzellen. Lange s-Zellen haben Synapsen mit kurzen h-Bipolaren, die kurzen Zwerg-Ganglienzellen stehen in Kontakt mit langen h-Bipolarzellen. Die Länge der Dendriten variiert stark. Liegt der Zellkörper in der obersten Reihe der 8. Schicht, und der Dendritenbaum verzweigt sich in der innersten Zone der reticulären Schicht, so ist so gut wie kein Hauptdendrit vorhanden. Die Dendritenzweige kommen dann direkt aus dem Zellkörper. Ebenso gibt es aber Zellen, die in der innersten Reihe der 8. Schicht liegen und ihre Hauptdendriten bis in eine der äußersten Zonen der 7. Schicht hin aussenden. Meist

jedoch besitzen die Zwerg-Ganglienzellen, deren Zellkörper in der innersten Reihe der 8. Schicht liegen, einen Dendriten, der nur bis zur innersten Reihe der 7. Schicht reicht.

Dies gilt entsprechend auch für die weiter nach außen gelegenen Zellen, so daß die Hauptdendriten meist von gleicher Länge sind. Zwar ist dies nicht die Regel, jedoch wurde es in der Maculagegend oft beobachtet. Diese Erkenntnisse über die s-Ganglienzellen stimmen damit überein, daß die h-Bipolarzellen ihre Endbäumchen entweder bis zur Grenze an die 8. Schicht hin aussenden, oder nur bis zur Grenze zwischen 6. und 7. Schicht. Ist der Zellkörper in eine andere Schicht verlagert, so zeigen die Dendriten abnorme Gestalten, nur um in die Zone zu gelangen, in die sie gehören. In wenigen Fällen kommt es vor, daß sich nicht, wie gewöhnlich, ein Dendrit ausbildet, sondern ein Dendritenast eine neue "Baumkrone" neben der ersten entwickelt.

Die Dendritenverzweigungen haben nur geringe Ausbreitung. In der Vertikalen nehmen sie durchschnittlich nicht mehr als $1/4 - 1/5$ der Dicke der 7. Schicht ein. In der Horizontalen haben sie den Durchmesser einer Zelle ($5 - 15 \mu$).

Normalerweise entspringt der Neurit am untersten Pol der Zelle, nur sehr selten geht er von einem Hauptdendriten oder von einem Plasmafortsatz der Zelle, aus dem der Hauptdendrit entspringt, ab. Der Neurit zieht dann in die 9. Schicht, wo man seinen Verlauf manchmal ein gutes Stück beobachten kann.

Schon beim sechsmonatigen Feten sind die Zwerg-Ganglienzellen gut differenziert. Besonders zahlreich sind auch hier diese Zelltypen in der Zentralgegend. Beim achtmonatigen Feten sind Zellen und Dendritenverzweigungen mit allen charakteristischen Merkmalen versehen.

Die Dendritenverzweigung der Zwerg-Ganglienzellen durchflechten sich nicht mit Dendriten anderer Zellen. In der Area centralis mißt der Hauptdendrit $30 - 70 \mu$, während die Baumkrone nicht mehr als $5 - 7 \mu$ groß ist. Der Zellkörper erreicht hier eine Breite bis zu 10μ und wird bis zu 18μ lang. In der Peripherie sind die Zellen etwas größer.

Synapsen zwischen s-Ganglienzellen und h-Bipolarzellen (b-h-s-Synapse, Zapfen-Zwergbipolarzelle-Zwerg-Ganglienzelle)

Die kurzen knotigen Zweige des Telodentron der Zwergbipolarzelle werden von den Ästchen der Zwergganglien-Zellendriten umfaßt.



Abb. 6: (aus Polyak, The Retina, fig. 71)

Mikrophotographie von verschiedenen Ganglienzelltypen, nach der Golgimethode gefärbt, aus der Retina des "Rhesus Macacus".
Bezeichnung wie bisher.

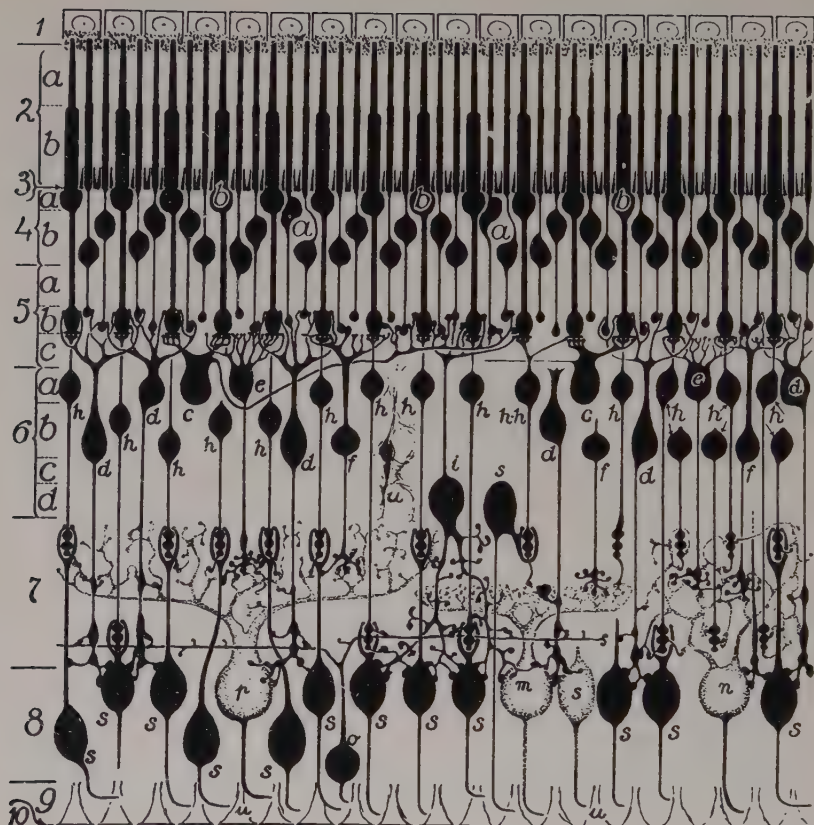


Abb. 7: (aus Polyak, The Retina, fig. 95)

Schema der Retina der Primaten in ihrer Struktur.

1. Pigmentepithel
2. a) innere Zone, b) äußere Zone der Zapfen u. Stäbchenschicht
3. Membrana limitans externa
4. Äußere Körnerschicht, a) äußere Zone, b) innere Zone
5. Äußere plexiforme Schicht
 - a) äußere Zone, b) mittlere Zone, c) innere Zone
6. Innere Körnerschicht mit ihren vier Zonen
7. Innere plexiforme Schicht
8. Ganglienzellschicht
9. Nervenfaserschicht
10. Membrana limitans interna

Kennzeichnung der Zellen: a = Stäbchen, b = Zapfen, c = Horizontalzellen, d, e, f + h = Bipolarzellen, i + l = amacrine Zellen, m, n, o, p + s = Ganglienzellen, u = Müllersche Stützzellen

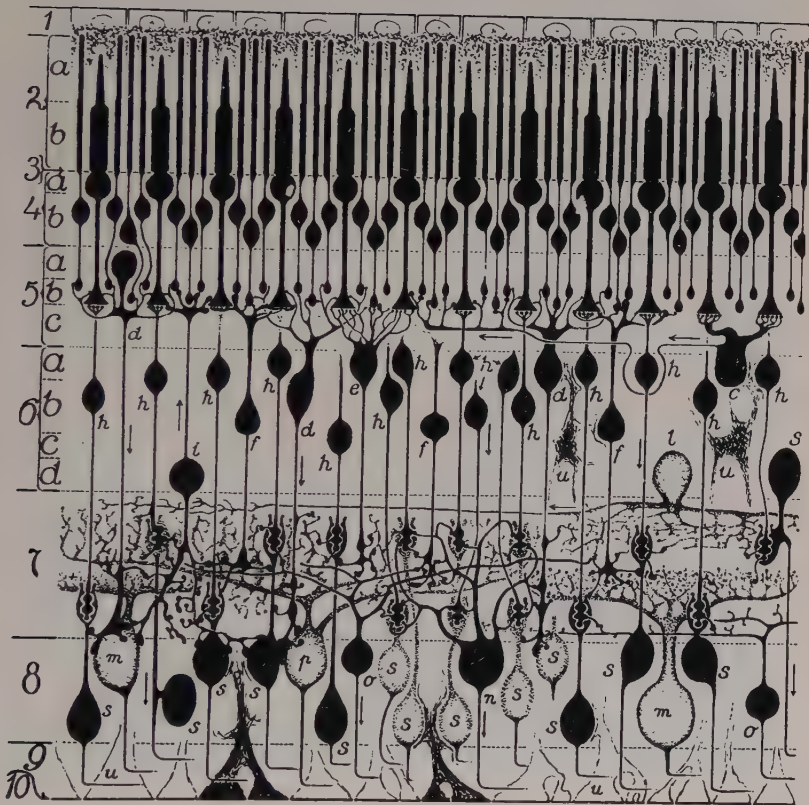


Abb. 8: (aus Polyak, The Retina, fig. 96)

Schema der Retina der Primaten, das die verschiedenen Arten von Neuronen und ihre synaptischen Verbindungen zeigt.
Einteilung und Bezeichnung wie in Abb. 7.

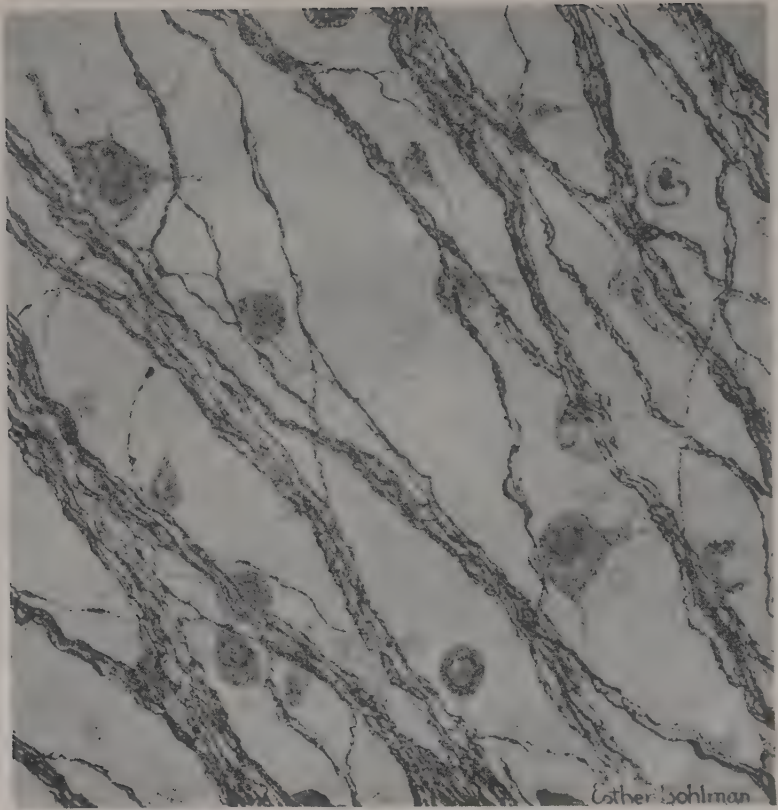


Abb. 9: (aus Polyak, The Retina, fig. 80)
Ganglienzellen und Opticusfasern mit Ehrlichs Methylenblau-
methode dargestellt. Tangentialschnitt aus der Retina des
"Rhesus Macacus".

Die Körper der s-Ganglienzellen, die an der Grenze zur 7.Schicht liegen, haben Kontakt mit den Telodentren der d-Bipolarzellen. Auch kommt es vor, daß der eine oder andere Zweig der e- oder f-Endbäumchen mit den Dendriten der s-Ganglienzellen in Kontakt steht; gewöhnlich mit dem Hauptdendriten an einer Stelle kurz vor seiner Aufteilung. Eine Verbindung von s-Zellen zu den amacrinen Zellen ist möglich, sofern die amacrinen Zellen mit allen Ganglienzellen Kontakt haben (Polyak).

Etwas anderes als die h-s-Verbindungen sind ihrer Funktion nach die Verbindungen der h-Bipolaren mit den m,n,o- und p-Zellen. Man kann mit Sicherheit sagen, daß es zwei Wege der Erregungsübertragung zur Sehrinde gibt:

1. Die Erregungen von Zapfen und Stäbchen, besonders die der Stäbchen, wird auf die verzweigten Bipolarzellen (d,e,f) übertragen und auf die verschiedenen Ganglienzellen weitergeleitet. Dadurch werden Erregungen eines Bezirkes zusammengefaßt, und von verschiedenen Ganglienzellen zu den Kernen und zur Rinde fortgeleitet.
2. Die Erregung eines Zapfens, besonders derjenigen in der Fovea centralis, werden auf eine Zwerg-Bipolarzelle und dann auf eine Zwerg-Ganglienzelle übertragen, ohne daß andere Zellen beteiligt sind.

Die morphologische Einteilung der Ganglienzellen gewann Polyak an der Netzhaut von Vögeln und Säugern. Differenzierungen von Ganglienzellen anhand von menschlichen Netzhäuten konnten auch nach ausführlichem Studium der Literatur nicht aufgefunden werden.

Eine solche Unterteilung der Ganglienzellen soll in den folgenden Abschnitten der Arbeit versucht werden.

IV. ZAHL DER GANGLIENZELLEN DER RETINA, BERECHNET NACH DEN AUSGEZÄHLTEN SCHNITTEN

a. Technische Durchführung des Zählens

Es ist das Bestreben eines jeden, der eine Arbeit ausführt, möglichst exakte und gut fundierte Ergebnisse zu erhalten. Jedoch bleibt es leider nicht aus, daß sich gewisser Fehlerquellen einschleichen, die es gilt, so niedrig wie möglich zu halten. Dies zu erreichen, bieten sich bei der Auszählung der Ganglienzellen zwei Möglichkeiten.

Von denen wäre die erste Methode, man fertigt Schnitte an, deren Ebene horizontal durch die Retina gelegt wird. Dadurch würde es ermöglicht, in allen Gebieten der Netzhaut eine große Fläche auszuzählen. Oesterberg hat in seiner Arbeit über die Zahl der Stäbchen und Zapfen diese Methode benutzt. Er war dazu gezwungen, da ein Auszählen der dünnen, wenig Kontrast bietenden, sich schlecht abgrenzenden Sinneselemente in einem Vertikalschnitt nicht zu zählen waren.

Bei den Ganglienzellen scheint diese Art der Untersuchung nicht angebracht, da in einem Flachschnitt nicht alle Ganglienzellen der ganzen Schicht enthalten sein können, sondern einige in dem darüber- oder daruntergelegenen Schnitt verbleiben. Auch ist diese Methode nur dann von Wert, wenn alle auszählenden Zellen nur ein- bis zweischichtig liegen. In der Maculagegend aber nimmt die Dicke der Ganglienzellschicht sehr stark zu. Hier liegen bis zu acht Reihen von Zellen übereinander. In einem Flachschnitt sind soviel übereinanderliegende Zellen nicht zu zählen. Man würde die Ganglienzellschicht in mehrere Schnitt zerlegen, so wäre die Auszählung nur als sehr ungenau zu betrachten.

Die zweite, hier angewandte Möglichkeit ist die, die Auszählung anhand von Vertikalschnitten vorzunehmen. Der Fehler, der sich hier einschleicht, kann natürlich auch groß werden. Dies zu verhindern, eignen sich sicherlich Schnitte von 10μ Dicke, so daß in der Maculagegend, in der die kleinen Zellen in der Mehrzahl sind, meist zwei Zellen im Schnitt hintereinander liegen, die größeren, in der Peripherie befindlichen Zellen jedoch auch im Schnitt enthalten sind.

Dennoch besteht die Möglichkeit, daß bei der Schnittdicke von 10μ sehr große Ganglienzellen, die zwar außerordentlich selten sind, nicht erkannt werden. Entweder sind sie aus dem Schnitt herausgerissen, oder es ist nur ein geringer Plasmaanteil im Schnitt vorhanden.

Diese denkbaren Fehlerquellen möglichst auszuschalten und der genauen Zellzahl möglichst nahe zu kommen, müssen viele Schnitte ausgezählt werden, nicht nur Schnitte verschiedener Augen, sondern auch aufeinanderfolgende Schnitte desselben Auges. Hierdurch können Fehler ausgeglichen werden, die durch die zu kleine Fläche entstehen, die ein Schnitt beinhaltet.

Um später die Gesamtzahl der in der Retina befindlichen Ganglienzellen berechnen zu können, muß der Schnitt so gelegt werden, daß er durch alle Gebiete der Retina von der Macula zur Peripherie hin geht. Es muß der Schnitt sein, der durch die Macula sowohl als auch durch den Krümmungsmittelpunkt des Bulbus geht. Da in der Peripherie keine plötzlichen Änderungen der Ganglienzellzahl zu erwarten sind - außer in der Papillengegend - müssen die Schnitt auch diese Gegend treffen, um hier eine gültige Aussage machen zu können.

Die Präparate zur Auszählung der Ganglienzellen wurden so hergestellt, daß die Bulbi, die bei Eukleationen anfielen, deren Netzhäute unverletzt und durch keine Degenerationsprozesse verändert waren, in Formalin fixiert wurden. Nach der üblichen Weiterbehandlung wurden sie in Paraffin eingebettet. Von jedem Bulbus wurde die kraniale Kappe abgeschnitten, 1,5 - 2 mm oberhalb der Papille und dem gelben Fleck. So war es zu erreichen, daß die Schnittebene, wie gewünscht, in Maculahöhe auch durch den Krümmungsmittelpunkt gehen mußte. Der Bulbus wurde nun mit dem Mikrotom geschnitten und die durch die Macula gehenden Schnitte gefärbt.

Für die Serienschnitte benutzte ich die Eisen-Haematoxin- und die Haematoxin-Eosin-Färbung. Besonders wichtig zum Auszählen war die Nissl-Färbung mit Gallocyanin-Chromalaun.

Die Ausrechnung der Zellzahl wurde an 25 ausgezählten Schnitten vorgenommen, die von 5 Augen gewonnen waren.

Beim ersten Überblicken des gefärbten Präparates wurden nun die weiteren teilweise nicht zu überbrücken scheinenden Schwierigkeiten offenbar. Die Netzhaut hatte sich durch die Entwässerung in Alkohol von der Sklera und von dem Pigmentepithel an den meisten Stellen gelöst, ja war sogar an ein bis zwei Stellen eingerissen. Außerdem war die Sklera im Schnitt nicht mehr kreisförmig, sondern zeigte kleinere bis größere Abweichungen davon. Der Bulbus hatte nicht mehr die Größe wie im ursprünglichen, nicht fixierten Zustand. Durch das Dehydrieren und die Fixation war auch er etwas geschrumpft.

Beim Betrachten des Schnittes und einer oberflächlichen Zählung ging es klar hervor, daß die Zahl der Ganglienzellen von der Peripherie (Ora serrata) her immer mehr zunahm. Zuerst ist die Häufung der Zellen nur sehr gering. Die Zellen liegen in der Peripherie oft bis zu 300μ auseinander. Nach der Zentralgegend hin ist die Anordnung dann dichter; sie liegen dann zweischichtig und erreichen in Nähe der Macula eine Schichtdicke von sechs bis acht Reihen übereinander. Dann fällt die Zahl sehr rasch ab, und in der Fovea selbst sind keine Zellen mehr zu sehen auf einer Kreisfläche mit einem Durchmesser von 400μ . In der Gegend der Papilla nervi optici fällt die Zahl der Ganglienzellen schlagartig auf Null ab für eine Kreisfläche mit 1,6 mm Durchmesser.

Bei der Eisen-Haematoxilin-färbung und der Nissl-Färbung stellten sich Kerne und Plasma so gut dar, daß die Zellen klar zu erkennen waren und genau gezählt werden konnten. Ich wählte zur Auszählung 320-fache Vergrößerung (Objekt. Zeiss-Winkel 40/0,75 Neofluar).

Bei der Zählung wurde wie folgt vorgegangen:

Nach Einstellung der Macula wurde das Präparat immer der Netzhaut entlang um 400μ weitergeschoben. 400μ entsprach der in einem Übersichtsmeßokular eingezeichneten Strecke 1 - 10. Die auf der Strecke von 400μ vorkommenden Zellen wurden gezählt und in eine Tabelle eingetragen, die nach Winkeln geordnet ist.

So fortschreitend ließ sich das Präparat, jedesmal um $400\mu = 1,6^\circ$ verschiebend, leicht auszählen. Auf der nasalen Hälfte der Retina waren die Zellen weiter in die Peripherie hinaus sichtbar als auf der temporalen Retina-Hälfte. Die Verteilung der Ganglienzellen erscheint bis kurz vor der Ora serrata auf den beiden Hälften fast gleich, wenn auch die nasale Seite etwas mehr Zellen aufweist. Es war ein kontinuierliches Abnehmen der Zellzahl zu bemerken. Bei einer Entfernung von 20 - 28 Grad von der Macula war ein geringer Anstieg der Ganglienzellzahl zu registrieren, der anfänglich auf Schrumpfungsprozesse oder Fixationsfehler zurückgeführt wurde. Bemerkenswert jedoch war, daß diese Zahlenzunahme auf beiden Retina-Hälften und bei allen Augen fast an derselben Stelle auftrat.

Diese Feststellung entspricht der Tatsache, daß bei 20 - 25 Winkel-Grad von der Macula entfernt eine Änderung des Auflösungsvermögens stattfindet, die so gedeutet wird, daß hier eine Übergangszone besteht, in der die Erregungsübertragung, die in Macula-Nähe hauptsächlich von monosynaptischen Ganglienzellen übernommen wird, hier auf polysynaptische Zellen überwechselt (R. Bing - R. Brückner, 1954). Hier ist der Punkt, an dem die Stäbchen eine starke Zunahme erfahren.

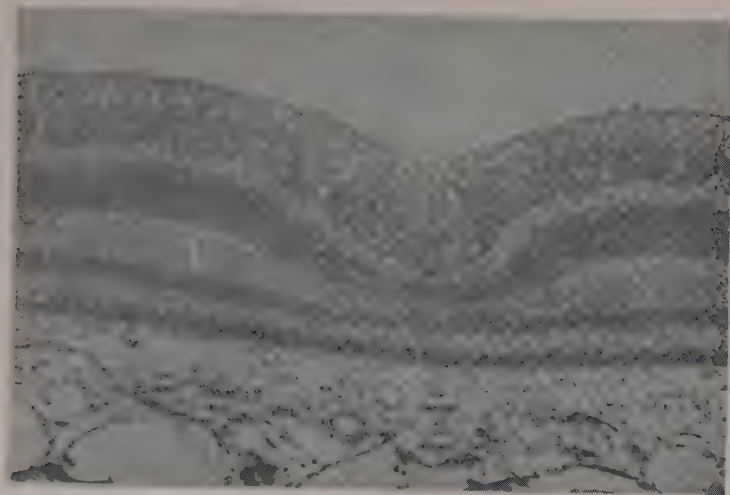


Abb. 10: Schnitt in Maculanähe, Färbung mit Eisen-Haematoxylin.
Vergrößerung 1: 500

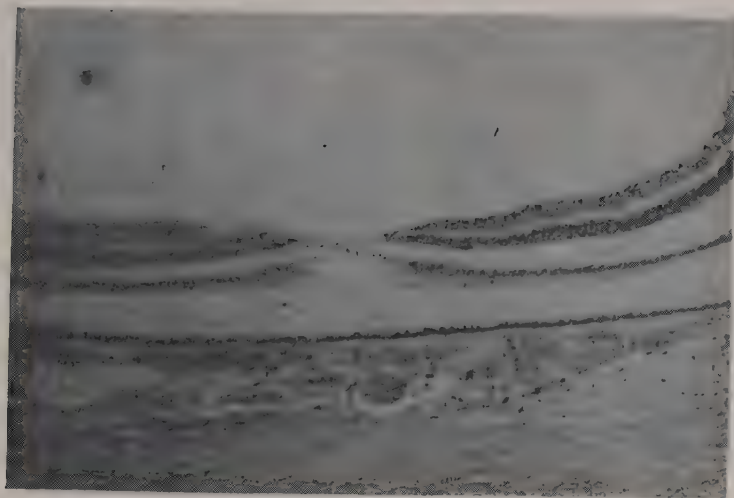


Abb. 11: Schnitt durch die Macula, Netzhaut mit Gallocyanin-Chrom-
alaun gefärbt (Nisslsubstanz-Färbung), 125-fache Vergrößerung

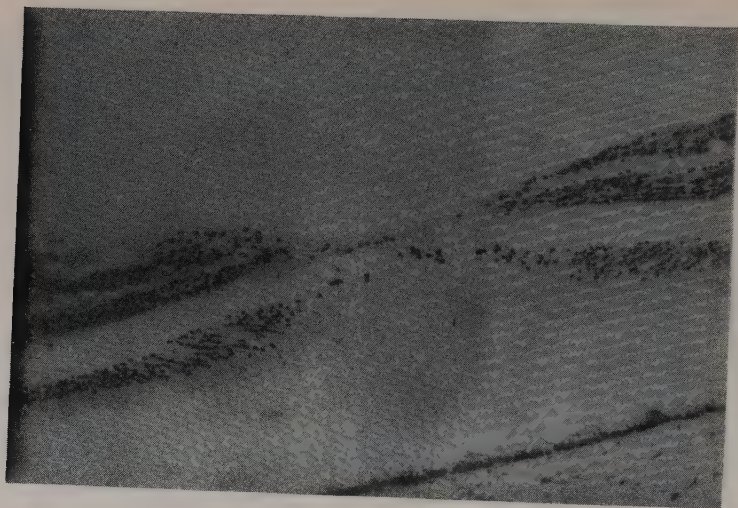


Abb. 12: Dasselbe Präparat wie Abb. 11, Vergrößerung 1 : 500

Neutronschutt
mit der geringsten Zellzahl
(Aufg. 4, Schritt 4)

20% der Zellen
mit $4000 \mu^2$ der Zell/100

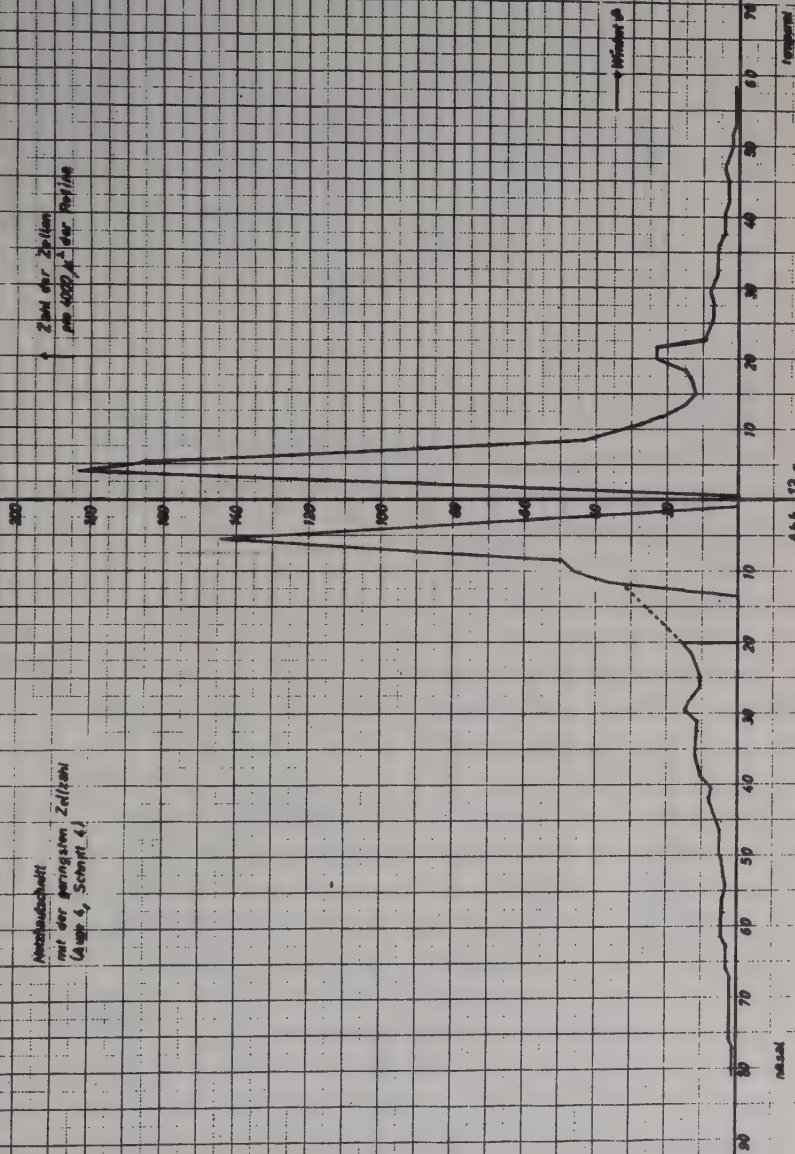


Abb. 13 a

Netzhautschicht
mit der höchsten Zellzahl
(Auge 5, Schnitt 2)

↑ Zahl der Zellen
pro 400 μ der Netzh.

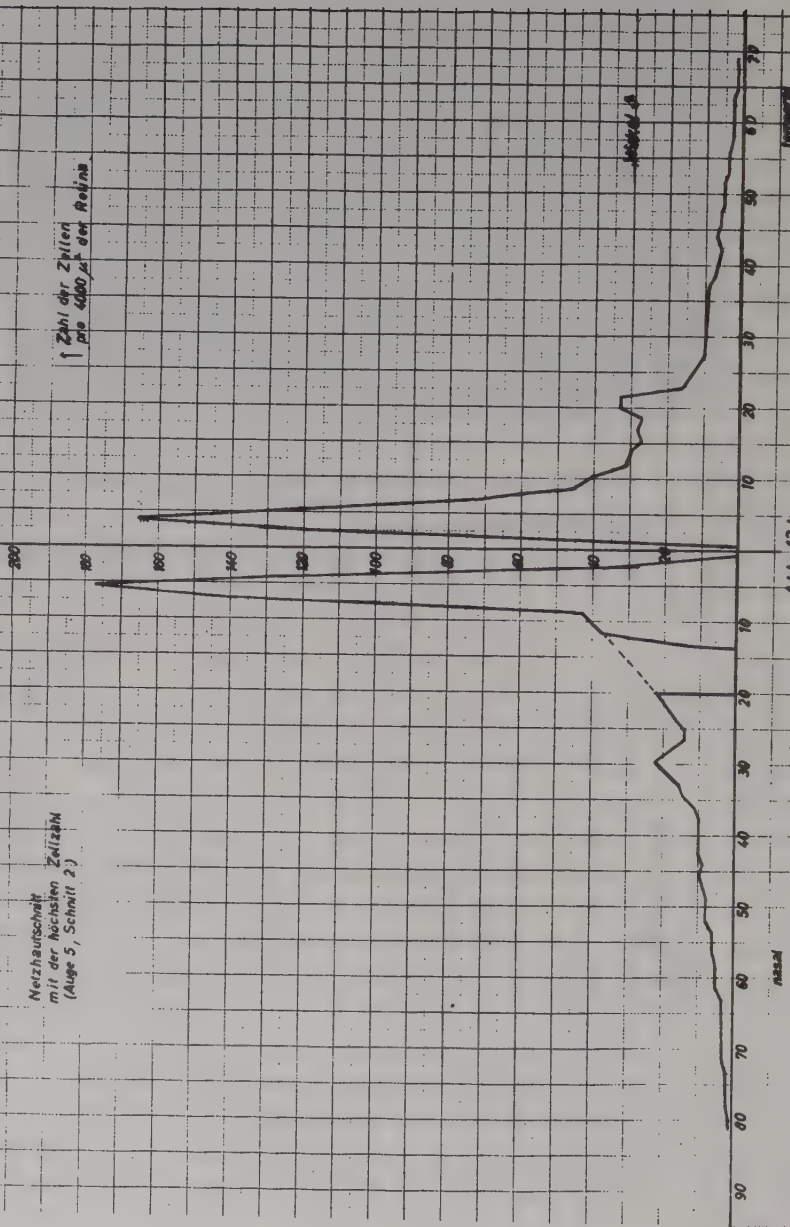


Abb. 13 b

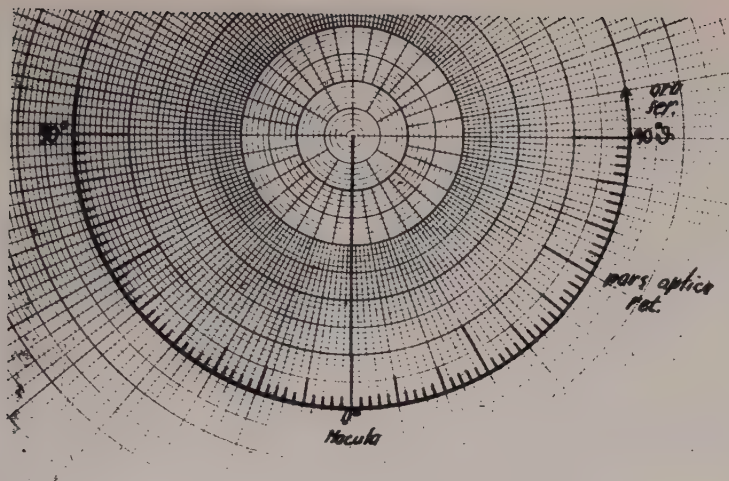


Abb. 14: Aufteilung der Netzhaut in Winkelgrade, um die Verteilung der Zellen berechnen zu können.

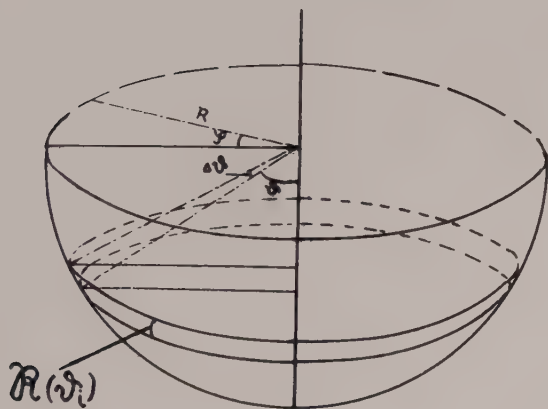


Abb. 15: Zeichnung zur näheren Klärung der Berechnung des Rotationskörpers

Nach den bisherigen Überlegungen und Kenntnissen aller Arbeiten muß man annehmen, daß die Zahl der Ganglienzellen im Bereich der Zahl der markhaltigen, zentripetalen Opticusfasern liegen muß. Jede Ganglienzelle besitzt nur einen Neuriten, der die Erregung, die von den Sinneselementen über die Bipolarzellen hergeleitet wird, zur Sehrinde weiterleitet.

Die beim Auszählen gewonnenen Zahlen sind in nachfolgender Tabelle zusammengestellt.

Die Zahlen sind in der Kurve (Abb.13) in ein Koordinatensystem eingetragen, wobei die Senkrechte die Zahl der Zellen angibt, die auf der Fläche von $4000 \mu^2$ gefunden wurden (400μ Länge $\times$ 10μ Schnittdicke).

Die Waagrechte gibt die Entfernung von der Macula in Winkel-Grad an.

Beim Zählen mußten erst durch genaues Studium die Ganglienzellen von den Gliazellen unterschieden werden. Der Radius des Bulbus, vor der Fixierung mit einer Mikrometerschraube bestimmt, beläuft sich auf $11,4 - 11,7$ mm (Augeninnenradius). Dies stimmt überein mit den vorliegenden Angaben in der Literatur. (Zusammenstellung von Daten des Auges in Polyak, 1941, und Möllendorf, W., 1936).

Die Zahl der Ganglienzellen wird durch Berechnung des Rotationskörpers der in Abb.13 angezeigten Kurve bestimmt. An der Papilla nervi optici fallen die Zellen aus. In der Macula sind ebenfalls keine Zellen. Durch je drei benachbarte Punkte der Kurve wird sie durch einen Parabelbogen ersetzt. Bei einer so glatten Kurve, wie sie hier anfällt, ist der Fehler der Näherung sehr gering. Nach der Simpsonschen Regel wird die Anzahl der Unterteilungen in eine gerade Anzahl von Punkten vorgenommen. Die Ausrechnung ließe sich durch eine stärkere Unterteilung noch mehr verfeinern. Dies erscheint jedoch nicht notwendig, da die Fehlergrenze schon viel geringer ist als mögliche Fehler, die beim Auszählen entstehen, oder durch Ungenauigkeiten des Mikrotoms beim Schneiden hervorgerufen sind.

Zahl der Ganglienzellen in den temporalen Retinahälften

Winkel- Grad	Auge 1					Auge 2					Auge 3		
	Schnitt Nr.					Schnitt Nr.					Schnitt Nr.		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3
0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2,4	106	120	102	96	112	102	96	112	114	123	110	116	128
4,0	179	184	158	186	173	178	154	143	121	198	112	146	210
5,6	102	108	125	134	145	126	163	108	115	174	114	148	125
7,2	52	65	79	93	75	63	65	71	59	88	63	77	65
8,8	25	36	42	53	43	31	43	45	28	49	33	55	34
10,4	21	24	24	43	30	23	39	21	27	36	14	46	23
12,0	17	18	18	20	19	16	29	13	24	30	10	35	20
13,6	11	12	14	19	19	12	21	13	18	25	10	15	10
15,2	11	10	14	16	13	9	17	9	13	20	10	18	8
16,8	11	12	12	14	13	11	16	7	15	18	9	18	6
18,4	8	15	18	20	16	12	13	10	16	14	11	18	11
20,0	13	19	22	24	20	15	16	13	26	17	16	30	20
21,6	24	22	23	26	29	15	16	14	11	17	18	32	21
23,2	19	22	19	16	23	23	18	20	7	15	23	16	22
24,8	16	15	18	12	19	13	17	15	7	14	18	12	21
26,4	9	10	12	9	13	13	13	9	7	9	13	9	15
28,0	8	9	12	11	10	11	12	9	7	9	10	9	13
29,6	7	7	13	10	10	12	11	9	7	9	9	9	12
31,2	6	7	10	9	9	11	9	7	6	8	8	8	9
32,8	7	8	9	8	9	10	9	7	6	8	9	8	9
34,4	8	7	7	6	7	10	8	8	7	9	8	5	6
36,0	8	7	7	6	6	9	8	7	7	9	8	6	6
37,6	8	6	5	7	5	9	8	7	6	10	7	5	5
39,2	8	7	4	6	5	8	9	8	5	9	6	5	6
40,8	6	6	5	6	5	8	9	8	5	7	6	5	6
42,4	6	5	4	5	5	8	8	8	5	7	6	5	6
44,0	6	6	4	5	4	7	7	6	4	7	6	5	6
45,6	6	5	3	5	4	6	7	5	4	6	6	4	5
47,2	5	5	2	4	3	7	6	6	3	5	5	4	6
48,3	5	5	3	4	3	6	5	5	4	6	5	3	5
50,4	4	6	3	4	3	6	5	5	4	4	5	3	5
52,0	4	5	3	4	3	5	5	3	3	5	4	3	2
53,6	4	6	3	4	3	5	3	2	3	4	4	2	2

Zahl der Ganglienzellen in den temporalen Retinahälften

Winkel- Grad	Auge 1					Auge 2					Auge 3		
	Schnitt Nr.					Schnitt Nr.					Schnitt Nr.		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3
55,2	4	6	3	3	2	5	3	3	3	3	4	2	2
56,8	4	6	3	2	1	3	3	3	2	2	3	1	2
58,4	3	5	2	1	1	3	2	2	2	2	3	1	2
60,0	2	3	3	1	1	3	3	0	2	0	3	1	1
61,6	2	3	2	1	1	4	3	0	1	0	2	1	1
63,2	2	3	1	1	1	3	2	0	0	1	2	1	1
64,8	1	2	1	0	0	2	2	1	0	0	1	1	0
66,4	1	2	0	0	0	1	2	1	0	0	1	1	0
68,0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0
69,6	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
71,2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0

	Auge 3			Auge 4				Auge 5				
	Schnitt Nr.			Schnitt Nr.				Schnitt Nr.				
	4	5	6	1	2	3	4	1	2	3	4	5
0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2,4	120	116	103	125	120	102	108	118	116	122	94	116
4,0	153	144	166	184	190	178	183	169	165	184	143	175
5,6	126	117	135	134	125	126	165	112	121	126	134	102
7,2	74	67	78	72	67	85	96	42	73	65	54	49
8,8	57	33	56	54	59	58	44	27	46	37	32	31
10,4	45	29	34	37	34	39	27	28	40	33	19	27
12,0	41	23	17	23	17	15	21	23	31	29	16	21
13,6	23	17	17	22	12	15	15	19	30	14	15	8
15,2	20	11	15	18	11	13	12	13	27	23	15	13
16,8	21	13	14	16	12	10	13	12	28	24	14	11
18,4	22	14	16	17	14	12	15	14	27	28	29	14
20,0	24	18	23	22	18	17	23	19	33	36	11	15
21,6	24	19	24	23	18	17	23	16	33	41	14	22
23,2	15	11	20	18	14	15	9	9	16	24	7	16
24,8	16	10	10	16	16	11	8	8	14	16	8	14
26,4	12	10	9	14	14	12	7	7	12	12	7	13
28,0	11	9	9	11	12	8	7	7	9	11	7	11

Zahl der Ganglienzellen in den temporalen R_etinahälften

Winkel- Grad	Auge 3			Auge 4				Auge 5				
	Schnitt Nr.			Schnitt Nr.				Schnitt Nr.				
	4	5	6	1	2	3	4	1	2	3	4	5
29,6	11	9	8	11	13	9	8	8	10	11	8	10
31,2	10	9	8	10	11	8	7	8	10	10	8	9
32,8	9	8	7	9	10	7	6	7	10	9	5	8
34,4	8	8	7	9	9	8	6	7	9	10	6	8
36,0	8	8	7	9	7	7	6	7	9	9	6	7
37,6	8	7	6	8	7	7	4	7	9	7	5	7
39,2	7	7	6	7	8	7	4	6	7	8	5	7
40,8	7	7	6	7	7	7	4	5	7	7	5	6
42,4	7	7	6	7	6	7	3	5	6	7	5	6
44,0	7	7	6	5	6	6	3	4	7	6	5	6
45,6	6	7	5	4	6	5	2	3	6	5	4	5
47,2	6	6	2	5	6	5	3	2	6	3	4	5
48,8	7	5	6	5	5	4	3	2	5	4	4	3
50,4	6	5	6	4	5	5	2	3	5	4	4	4
52,0	5	4	5	4	5	5	2	4	5	4	3	2
53,6	4	2	4	3	4	5	1	2	4	4	2	3
55,2	4	1	3	3	4	4	1	2	4	3	3	3
56,8	3	2	2	3	4	4	1	1	3	2	2	3
58,4	2	1	2	2	4	4	1	1	2	2	2	1
60,0	2	1	2	2	3	4	0	1	2	2	2	1
61,6	1	1	1	2	3	3	0	1	2	2	2	1
63,2	1	0	1	1	2	3	0	1	2	2	2	0
64,8	1	0	1	1	2	3	0	0	1	1	1	0
66,4	1	0	1	1	2	2	0	0	1	1	1	0
68,0	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0
69,6	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
71,2	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0

Zahl der Ganglienzellen in den nasalen Retinahälften

Winkel- Grad	Auge 1 Schnitt Nr.					Auge 2 Schnitt Nr.					Auge 3 Schnitt Nr.		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3
0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2,4	50	63	44	48	60	55	51	47	46	46	53	57	71
4,0	88	107	117	121	112	114	118	102	106	102	112	104	111
5,6	149	176	177	188	153	159	161	150	148	157	183	125	164
7,2	105	133	109	107	125	119	128	109	125	129	121	104	102
8,8	79	51	81	76	62	64	52	71	86	53	76	61	69
10,4	35	42	41	42	58	60	35	51	42	45	39	41	64
12,0	25	26	29	31	34	37	22	31	29	28	29	26	38
13,6	5	8	5	5	4	5	4	3	4	5	2	6	3
15,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20,0	30	30	32	34	36	28	25	29	25	26	24	33	29
21,6	25	21	24	23	29	28	18	25	24	23	26	30	24
23,2	20	17	18	20	23	16	18	25	23	21	15	20	22
24,8	12	15	15	14	15	17	15	15	17	16	16	14	15
26,4	11	16	15	14	13	12	16	11	18	19	15	13	11
28,0	17	18	20	18	17	17	16	14	18	21	15	15	14
29,6	19	20	23	21	25	22	28	29	23	22	19	23	24
31,2	17	14	15	12	23	21	17	23	20	14	16	18	16
32,8	14	13	18	16	17	17	16	18	17	18	17	13	17
34,4	14	18	15	15	15	13	14	14	13	13	14	11	13
36,0	10	11	13	11	12	12	9	11	12	13	12	11	11
37,6	11	11	13	12	14	14	12	9	10	13	10	10	10
39,2	13	12	14	13	11	11	8	12	11	12	12	9	11
40,8	10	12	11	10	10	9	9	9	8	10	11	11	10
42,4	11	11	11	10	10	10	7	11	9	10	9	5	10
44,0	9	9	10	9	10	9	9	9	9	10	10	11	9
45,6	9	11	9	8	9	8	5	10	9	8	8	10	9
47,2	9	12	7	8	9	9	5	9	10	7	7	9	8
48,8	9	11	6	8	6	8	4	8	7	4	7	9	6
50,4	8	8	8	8	8	7	5	8	9	6	6	5	8
52,0	8	9	8	9	8	8	5	7	8	5	6	5	8
53,6	7	4	7	7	7	6	4	7	8	6	5	5	8

Zahl der Ganglienzellen in den nasalen Retinahälften

Winkel- Grad	Auge 1					Auge 2					Auge 3		
	Schnitt Nr.					Schnitt Nr.					Schnitt Nr.		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3
55,2	6	7	6	7	6	6	4	6	6	6	5	5	7
56,8	6	7	6	7	6	6	4	5	8	6	5	5	7
58,4	6	5	6	5	6	5	4	5	6	5	5	4	6
60,0	5	5	6	6	5	5	4	5	6	5	5	5	6
61,6	5	5	5	6	5	5	4	5	6	5	5	5	5
63,2	5	4	4	5	5	3	3	4	5	3	5	3	5
64,8	5	4	4	5	4	3	5	3	4	2	5	3	4
66,4	5	4	4	5	4	4	5	3	4	3	4	3	4
68,0	4	3	4	4	4	3	4	3	4	3	5	2	3
69,6	3	2	3	3	3	2	3	3	4	2	4	2	3
71,2	3	3	3	3	3	2	3	3	4	2	3	2	3
72,8	3	3	2	3	3	3	3	2	3	2	3	3	2
74,4	2	1	2	3	2	2	3	2	3	1	3	2	3
76,0	2	1	2	2	1	1	2	2	2	1	2	2	2
77,6	2	1	1	2	1	1	1	2	2	0	2	2	2
79,2	2	1	1	1	1	2	1	1	2	0	2	2	2
80,8	1	1	1	1	0	1	1	1	2	0	2	1	1
82,4	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1
84,0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0
85,6	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0
87,2	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
88,8	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0

Zahl der Ganglienzellen in den nasalen Retinahälften

Winkel- Grad	Auge 3			Auge 4				Auge 5				
	Schnitt Nr.			Schnitt Nr.				Schnitt Nr.				
	4	5	6	1	2	3	4	1	2	3	4	5
0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2,4	63	46	49	58	51	46	53	34	37	61	56	57
4,0	85	97	99	77	95	103	92	114	126	138	96	92
5,6	156	134	138	146	161	153	144	166	177	172	138	129
7,2	110	114	121	99	103	145	102	111	138	132	104	106
8,8	83	67	54	65	83	80	49	73	59	54	67	60
10,4	36	44	40	52	61	44	46	53	39	38	58	41
12,0	27	31	32	37	39	32	36	29	31	20	35	27
13,6	4	4	8	5	4	6	6	5	7	4	3	4
15,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20,0	28	27	31	32	35	25	16	33	23	23	20	29
21,6	25	23	26	27	30	26	13	21	21	19	29	20
23,2	13	16	24	25	23	19	12	17	18	20	16	23
24,8	15	15	17	14	16	14	19	15	14	15	17	14
26,4	16	15	16	15	15	12	19	14	14	12	16	15
28,0	20	14	16	21	13	11	13	16	18	22	20	19
29,6	26	28	20	27	24	25	15	25	22	24	23	22
31,2	21	12	27	21	24	19	12	18	21	19	23	13
32,8	16	14	12	17	19	16	12	16	17	16	19	15
34,4	17	12	11	16	14	17	12	13	14	12	14	14
36,0	12	12	9	14	13	12	12	11	11	12	13	12
37,6	11	10	10	13	11	12	11	8	9	11	10	14
39,2	11	13	9	12	14	10	10	11	10	11	12	13
40,8	10	9	9	11	11	10	7	9	10	10	11	10
42,4	8	11	9	11	12	9	8	9	10	10	10	11
44,0	10	10	9	11	10	11	7	9	9	10	10	9
45,6	11	8	10	7	12	10	6	9	10	8	10	10
47,2	11	7	9	7	10	9	5	8	9	8	9	9
48,8	10	6	9	5	9	8	5	8	8	7	7	9
50,4	7	8	6	6	8	7	5	7	8	6	8	10
52,0	7	9	5	5	8	7	4	6	8	7	7	9
53,6	7	8	5	5	7	5	4	5	6	6	7	8

b. Berechnung der Zellzahl

Es werden Kugelkoordinaten verwandt. Die Winkel sind im Bogenmaß gemessen.

Anzahl der Zellen auf dem Ring $\Delta(\vartheta_i)$

$$\Delta N_i = \frac{\text{gezählte Zahl für Winkel } \vartheta_i}{\text{Anzahl / } 1\mu^2} \cdot \text{Fläche von } \Delta(\vartheta_i)$$

$$\text{Fläche von } \Delta(\vartheta_i) = 2\pi \cdot R \sin \vartheta_i \cdot R \Delta \vartheta = 2\pi R^2 \sin \vartheta_i \cdot \Delta \vartheta$$

$$\Delta N_i = \frac{A(\vartheta_i)}{4000} \cdot 2\pi R^2 \cdot \sin \vartheta_i \cdot \Delta \vartheta = 2 \cdot \frac{\pi \cdot R^2}{4000} \cdot A(\vartheta_i) \cdot \sin \vartheta_i \cdot \Delta \vartheta$$

Gesamtzahl: Summe über alle ΔN_i

Der Grenzübergang $\Delta \vartheta \rightarrow 0$ ergibt dann das Integral.

ϑ_0 = Grenzwinkel bis zu dem Ganglienzellen vorkommen.

$$N = \int_{\vartheta_0}^{\vartheta_0} \frac{2\pi R^2}{4000} \cdot A(\vartheta) \cdot \sin \vartheta \cdot d\vartheta$$

Umrechnung in Gradmaß $d\vartheta_{(\text{Bogen})} = \frac{2\pi}{360} \cdot d\vartheta_{(\text{Grad})}$

$$N = \int_{\vartheta_0}^{\vartheta_0} \frac{2\pi R^2}{4000} \cdot A(\vartheta) \sin \vartheta \cdot \frac{2\pi}{360} \cdot d\vartheta$$

$$= \frac{4\pi^2 \cdot R^2}{4000 \cdot 360} \cdot \int_{\vartheta_0}^{\vartheta_0} A(\vartheta) \cdot \sin \vartheta \cdot d\vartheta$$

Nach der Simpsonschen Regel ist:

$$\int_{\vartheta_0}^{\vartheta_0} A(\vartheta) \sin \vartheta \cdot d\vartheta = \frac{\vartheta_0}{3n} \cdot \left[A(\vartheta_0) \sin \vartheta_0 + A(\vartheta_n) \sin \vartheta_n + 2 \left\{ A(\vartheta_1) \sin \vartheta_1 + \dots \right. \right.$$

$$\left. \dots A(\vartheta_{n-2}) \sin \vartheta_{n-2} \right\} + 4 \left\{ A(\vartheta_2) \sin \vartheta_2 + \dots + A(\vartheta_{n-1}) \sin \vartheta_{n-1} \right\} \right]$$

wobei die ganze, gerade Zahl n die Anzahl der Unterteilungen ist.

$$N = \frac{4\pi^2 R^2}{4000 \cdot 360 \cdot 3} \cdot \frac{\vartheta_0}{n} \cdot \left[2(F_2 + \dots + F_{n-2}) + 4(F_1 + \dots + F_{n-1}) \right]$$

wobei: $F_i = A(\vartheta_i) \cdot \sin \vartheta_i$

$$N = \frac{\pi^2 \cdot 11500^2}{1000 \cdot 360 \cdot 3} \cdot \frac{\vartheta_0}{n} \cdot [\dots] = 1,21 \cdot 10^3 \cdot \frac{\vartheta_0}{n} \cdot [\dots]$$

temporal: Auge 5, Schnitt 2. $N = 1,21 \times 10^3 \times \frac{70}{28} \times 426,6 = \underline{\underline{1.290.531}}$

nasal: Auge 5, Schnitt 2. $N = 1,21 \times 10^3 \times \frac{80}{32} \times 560,4 = \underline{\underline{1.705.210}}$

temporal: Auge 4, Schnitt 4 $N = 1,21 \times 10^3 \times \frac{60}{24} \times 270,8 = \underline{\underline{831.875}}$

nasal: Auge 4, Schnitt 4 $N = 1,21 \times 10^3 \times \frac{90}{36} \times 449,6 = \underline{\underline{1360.040}}$

Leider variieren die Zahlen in den einzelnen Schnitten so stark, daß sie nicht zusammengefaßt werden konnten. Aus diesem Grund wurde der Schnitt, aus dem sich die höchste Ganglienzellzahl errechnete, dem Schnitt mit der geringsten Anzahl von Ganglienzellen gegenübergestellt (siehe auch Abb. 13a und b).

Auge mit der höchsten Anzahl von Ganglienzellen:

Auge 5, Schnitt 2:

temporale Hälfte: 1 290 531 : 2

nasale Hälfte: 1 705 210 : 2

Gesamt: 1 497 871

Anzahl der in der Papillengegend nicht vorhandenen Zellen:

Aus der graphischen Darstellung ist ersichtlich, daß in diesem Gebiet 29 Zellen in $4000 \mu^2$ liegen müßten. Radius der Papille 800μ .

$$\text{Anzahl Np} = 800^2 \times \frac{29 \cdot \pi}{4000} = 14\,534$$

=====

Anzahl der Ganglienzellen nach Berücksichtigung der Papille

1 483 337

=====

Auge mit der geringsten Anzahl von Ganglienzellen:

Auge 4, Schnitt 4:

temporale Hälfte: 831 875 : 2

nasale Hälfte: 1 360 040 : 2

Gesamt: 1 095 958

Anzahl der in der Papillengegend nicht vorhandenen Zellen:

Aus der graphischen Darstellung ist ersichtlich, daß in diesem Gebiet 25 Zellen in $4000 \mu^2$ liegen müßten.

$$\text{Anzahl Np} = 800^2 \times \frac{25 \cdot \pi}{4000} = 12\,566$$

=====

Anzahl der Ganglienzellen nach Berücksichtigung der Papille

1 082 392

=====

Die Zahl der Ganglienzellen des Ganglion opticum schwankt bei 25 ausgezählten und berechneten Schnitten zwischen 1 082 392 und 1 483 337.

V. MORPHOLOGIE DER GANGLIENZELLEN, BESCHRIEBEN ANHAND VERSCHIEDENER FÄRBEMETHODEN DER HERGESTELLTEN PRÄPARATE

1. Technische Methoden

Verschiedene Färbungen, die zusammen geeignet waren, die Morphologie erkennen zu lassen, ergaben in ihrer Anwendung ein umfassendes Bild der Struktur und Form der Ganglienzellen.

Die großen Schwierigkeiten bestanden darin, frisches Material gesunder Netzhäute zu bekommen. Zur Fixierung und Färbung von Präparaten wurden hauptsächlich die Bücher "Mikroskopische Technik" von B. Romeis (München 1948) und von Polyak "The Retina" als Literatur zugrunde gelegt. Für die Übersichtspräparate kamen die Hämatoxilin-Eosin- und die Eisen-Hämatoxilin-Färbung in Frage. Nissl-Substanz stellte sich nach der Methode mit Galloxyanin-Chromalaun gut dar und auch mit der Methode nach Nissl mit Methylenblau. Nur teilweise gelang die Färbung nach Altmann zur Darstellung der Mitochondrien, da das Material nicht frisch genug zur Fixation gelangte. Das Zytoplasma stellte sich hierbei jedoch besonders klar dar.

Den Golgi-Apparat konnte ich mit der Urannitrat-Methode nach Ramon y Cajal nicht nachweisen; vielleicht waren die dazu benutzten Netzhäute, wie bei vielen Versuchen, ungeeignet. Auch die Osmierung nach Fixieren mit Kaliumbichromat, Chromsäure und Osmiumsäure zeigte keine guten Erfolge. Die Neurofibrillenmethode nach Bielschowsky ergab keine schönen Präparate. Jedoch konnte die Anfärbung der Fibrillen nach Beth mit Erfolg angewandt werden.

Viel Mühe machte es, gute Imprägnationen mit der Golgifärbung zu erreichen, um die Ganglienzellen mit ihren Dendriten und dem Neuriten darzustellen. Meist lagen die Mißerfolge an dem zu alten Material.

Erfolglos waren dabei die Variationen nach Bubenaite, wie auch die ursprüngliche Färbung nach Golgi, die an der Netzhaut sehr große Schwierigkeiten bereitete. Eine Variation von Polyak, die er in "The vertebrate visual system" (1957) beschrieb, zeigte endlich gute Erfolge.

2. Morphologische Beschreibung

Allgemeine Zellmorphologie

a. Zellkerne

Die Zellkerne der Ganglienzellen sind in den Schnitten rund bis längs-oval. Die größere Achse steht radiär zum Bulbus. Querovale findet man selten in der Fovea, während sie in der Peripherie häufiger sind. In der Macula-Gegend zeigen die Kerne eine Größe von $4,0 - 4,6\mu$, zur Peripherie hin können sie eine Größe von $8 - 10\mu$ erreichen.

Während in der Zentral-Gegend die Kerne den Großteil der Zelle ausmachen, und das Plasma nur einen $0,5 - 1\mu$ breiten Saum bildet, ist die Kern-Plasma-Relation in der Peripherie zugunsten des Plasmas verschoben.

Bei der Eisen-Hämatoxilin-färbung zeigen die Zellkerne unter der Vergrößerung 100×10 eine feinwabige Struktur, der Nucleolus hebt sich dunkel und klar ab. Er liegt ausnahmslos exzentrisch und hat eine Größe bis zu $1,6\mu$ im Durchmesser.

Bei Nissl-Färbung zeigt die Kernstruktur ein anderes Bild. Meist ist der Kern grobwabig mit undeutlich abzugrenzendem Nucleolus. Manche Kerne zeigen Verklumpungen ihrer Kernstrukturen, die auf postmortale Veränderungen (Karyopyknose) zurückzuführen sind.

Der Kern liegt meist exzentrisch in seiner Zelle, fast immer zum Abgang des Neuriten zu, dem Augenninneren also hingewendet.

b. Zellplasma

Das Plasma ist eosinophil, es zeigt bei Eisenhämatoxilin-färbung eine helle Wabenstruktur mit kleinen Granula-Einstreuungen. Die Nissl-Substanz stellt sich klar dar (auf den Mikrophotographien nicht so deutlich). Es zeigt sich, daß die Schollen nahe der Zellmembran besonders verdichtet dargestellt werden und rosenkranzartig angeordnet sind.

Mit der Altmann'schen Färbung läßt sich das Zytoplasma am deutlichsten darstellen. Auf dem gelb bis orangen Untergrund erkennt man die Mitochondrien in leuchtendem Rot. Bei dem verwendeten Material waren sie meist verklumpt und lagen zu vielen zusammen. Außerdem zeigt sich eine deutliche Granulierung des Zytoplasmas, die basophiler Natur ist. Der Kern erscheint bei der Altmann'schen Färbung sehr hell mit leuchtend gelbem Nucleolus.

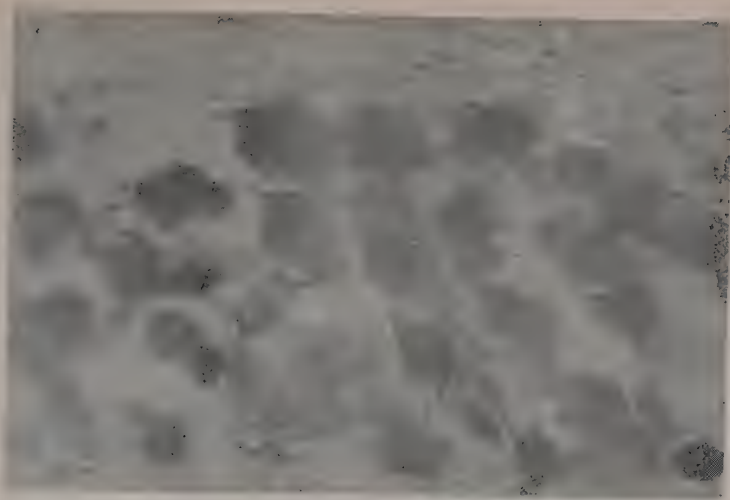


Abb. 16: Ganglienzellen in Macula-Nähe. Eisenhämatoxilinfärbung.
Vergrößerung 1 : 1250 (Öl)



Abb. 17: Ganglienzellen in Macula-Nähe. Nissl-Substanz-Färbung.
Vergrößerung 1 : 1250 (Öl)

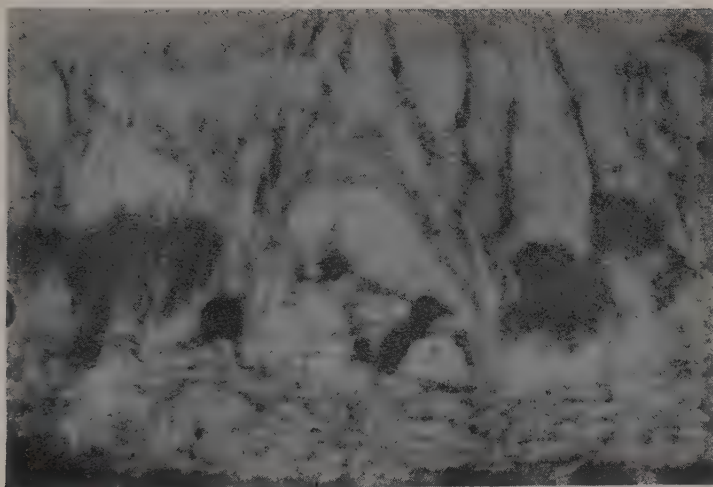


Abb.18: Nissl-Färbung von Ganglienzellen nahe der Peripherie.
Vergrößerung 1 : 1 250 (Öl)



Abb.19: Große Ganglienzellen (Bildmitte) der Peripherie. Nissl-Färbung.
Vergrößerung 1 : 1 250 (Öl)

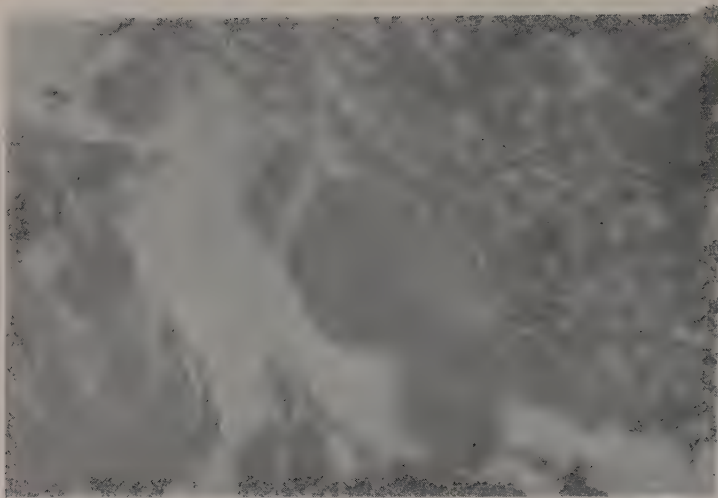


Abb. 20: Ganglienzelle der Peripherie gefärbt nach Altmann.
Vergrößerung 1 : 1 250 (Öl)



Abb. 21: Ganglienzelle der Peripherie. Neurofibrillen-Darstellung.
Vergrößerung 1 : 1 250 (Öl)

Bei der Bath'schen Neurofibrillenmethode stellten sich im Cytoplasma deutlich die Fasersysteme dar. Wie auch in der Abbildung 21 zu ersehen, ziehen die Fasern sich vereinigend zum Neurit. Auf der Seite, auf der die Dendriten abgehen, scheinen sie sich zu verteilen.

Während in der Fovealgegend die Zellen dicht aneinander gedrängt sind und dadurch sich oft gegenseitig abplatten, liegen die Ganglienzellen in der Peripherie frei und zeigen daher keine Impressionen. Die peripheren Zellen liegen oft bis zu 480μ voneinander entfernt, ja noch weiter auseinander, wenn man in die Nähe der Ora serrata kommt.

Die Zellkörper haben hier eine Größe von $24 - 30\mu$. Der Kern ist im Verhältnis zur Gesamtzelle klein. Die Plasmastrukturen erscheinen heller als in den maculanahen Zellen und denen der mittleren Peripherie. Es zeigt sich eine starke besophile Granulierung.

Während in der Fovealgegend wenig oder gar keine Gliazellen zu finden sind, nimmt ihre Zahl mit der Entfernung von der Macula zu. Sie sind von den Ganglienzellen gut zu unterscheiden auf Grund ihres meist spindelförmigen Kernes, der eine dichte Struktur zeigt.

Die Ganglienzellschicht ist stark durchsetzt von den Bodenplatten der Müller'schen Stützzellen, die wie Palmenkronen sich zur Lamina limitans interna hin ausbreiten. Am besten war dies bei der Altmann'schen Färbung zu erkennen.

Spezielle Morphologie

Um eine Unterscheidung der einzelnen Ganglienzellen treffen zu können, mußten die Präparate nach der Golgi-Methode imprägniert werden. Polyak beschreibt eine Färbungsmethode, in Variation zur Golgi-Silber-Imprägnation, die in manchem geändert, an dem benutzten Auge gute Erfolge zeigte.

Eine Änderung der von Polyak angegebenen Methode war notwendig, da die in Deutschland erhältlichen Fixier- und Einbettungsmittel andere Eigenschaften besitzen, als die, die bei Polyak beschrieben sind.

1. Fixieren des frischen Präparates in einem Teil 1% Osmiumsäure und vier Teilen 2% Kaliumbichromatlösung, bei gewöhnlicher Temperatur. Sofortiges Einspritzen der Fixationslösung in den eben enucleierten Bulbus, Zerschneiden des Bulbus nach einer halben Stunde, danach fünf Tage in dieser oder einer frisch angesetzten Lösung belassen.

2. Weiterhin (wie Polyak) 8 - 10 Tage in frische Fixationslösung bringen bei 37°C, danach noch ein bis zwei Tage bei Zimmertemperatur darin stehen lassen.
3. Abtupfen und Schütteln des Präparates in 0,5 - 0,7% AgNO₃-Lösung für dreißig Minuten. Silbernitratlösung erneuern und nochmals dreißig Minuten stehen lassen.
4. Für zwei bis drei Tage in frische Silbernitratlösung bringen. Das Präparat muß eine dunkelbraune Färbung besitzen.
5. Spülen in Aqua dest. Danach innerhalb von ein bis zwei Stunden entwässern in 1/3 Aceton und 2/3 Alcoholus absol. bei 55 - 60°C. Der Deckel des Glases muß fest verschlossen sein, am geeignetsten sind Einkochgläser.
6. Auswaschen des Acetons in wechselndem Alkohol.
7. Einbetten in Cedukol bei 56 - 60°C, in fest verschlossenen Gläsern.
 - a) 1 Stunde in Alkohol + Äther zu gleichen Teilen,
 - b) 2 Stunden in Cedukol 2%,
 - c) 2 Stunden in Cedukol 4%,
 - d) 2 Stunden in Cedukol 8%.
8. Härten im Exsikkator, danach in Chloroform, 70% Alkohol. Schneiden unter 70% Alkohol. Schnittdicke 50 - 100 µ. Einbetten: 96% Alkohol - reiner Alkohol - Xylol - Canadabalsam.

Nach dieser Methode gelang es, in der Retina des Auges einer 58-jährigen Patienten, das wegen eines Melanoblastoms enucleiert werden mußte, die Ganglienzellen nachzuweisen. Beim Neugeborenen wird dies sicher besser gelingen, wie es ja in der Literatur bei Versuchen an Affen erprobt wurde (Polyak).

Anhand der erhaltenen Präparate zeigte sich eine Fülle verschiedenartigster Zelltypen. Einige, die am charakteristischsten erschienen, sind im Bilde festgehalten, hier wiedergegeben.

s-Ganglienzellen

Bei den so hergestellten Präparaten zeigte sich, daß eine Art von Ganglienzellen bei weitem die häufigste war. Es sind dies Zellen, die am dichtesten in der Maculagegend liegen und zur Peripherie hin langsam weniger werden. Diese Zellen sind kleine, kleiner als alle anderen Arten von Ganglienzellen, fast immer ovale Zellen, wobei die größere der beiden Querachsen des Körpers radiär steht. Vom Zellkörper geht ein recht starker Hauptdendrit aus, der weit in die 7. Schicht hineinreicht; nur selten ist er in seinem Verlaufe gekrümmt.



Abb. 22: Verschiedenste Arten von Ganglienzellen aus allen Netzhautbezirken. Imprägnation nach Golgi. Ausschnittvergrößerungen. Bei der Aufnahme kann immer nur ein Bereich scharf eingestellt sein, während bei der Betrachtung im Mikroskop verschiedenste Schichten durch Drehen der Mikrometerschraube deutlich zu sehen sind.



Abb. 23: Vier verschiedene Ganglienzellen nach Schichtaufnahmen durch Zeichnung dargestellt.

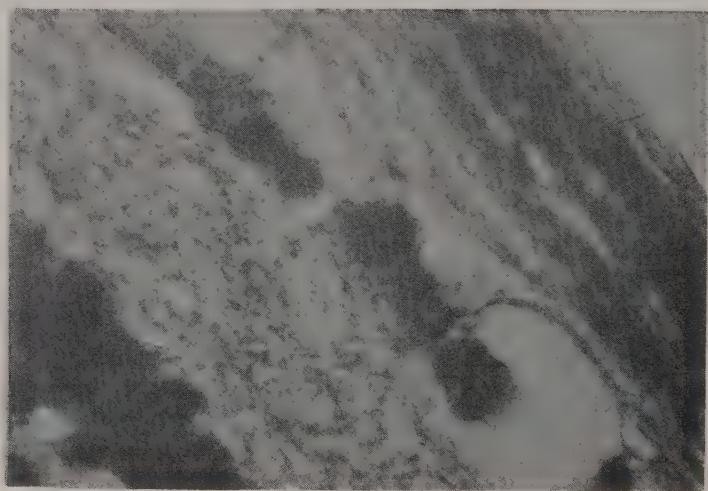


Abb. 24: Ganglienzellen der weiten Peripherie. Eisen-Hämatoxilin-Färbung. Vergrößerung 1 : 1 250 (Öl)

In der 7. Schicht teilt sich der Hauptdendrit plötzlich in viele kleine, kurze Zweige, die wie eine dichte, flache Baumkrone erscheinen. Die Variationen in der Dendritenverzweigung sind nur geringfügig. Vom Gegenpol der Zelle, der dem Glaskörper zugewendeten Seite, zieht ein sehr feiner Neurit in die 9. Schicht, die Schicht der Sehnervenfaser, wo er, wie auch die Neuriten der anderen Ganglienzellarten, nicht zu verfolgen ist, da die Verflechtungen von Fasern es nicht mehr erlauben, hier noch genauere Aussagen zu machen.

Diese Zellart entspricht den Zwerg-Ganglienzellen oder s-Typen, wie sie an Netzhäuten von Affen und anderen Wirbeltieren beschrieben sind.

m-Ganglienzellen

Eine weitere recht häufige Art von Ganglienzellen sind solche, die den Sonnenschirmzellen von Polyak entsprechen.

Diese Zellen, die in der Maculagegend seltener sind als in der mittleren Peripherie, sind Zellen mit wenig größerem Körper als die s-Zellen. In der Maculagegend sind sie kleiner und nicht so verzweigt als weiter zur Peripherie hin. Vom äußeren Pol, der Stelle zur 7. Schicht hin, entspringt der Hauptdendrit, der sich nach längerem oder kürzerem Verlauf in einige Seitendendriten teilt, die sich dann weiter verzweigen und ein Gebiet von der 2 - 4-fachen Zellkörpergröße erfassen. Die Dendritenverzweigungen sind oft sehr fein und zart, so daß sie in vielen Präparaten nur schlecht zu erkennen waren.

Der Zellkörper ist nicht so gleichmäßig geformt wie der der s-Ganglienzellen, doch herrscht auch hier die ovale bis spindelförmige Zelle vor, wobei die Längsachse noch ausgeprägter ist als bei anderen Ganglienzellen.

Meist entsteht der Eindruck, als liegen die m-Zellen dicht an der Grenze zur inneren reticulären Schicht. Die Hauptdendriten sind meist nur kurz, und die Verzweigung erfolgt rasch. Die Variationen in der Dendritenverzweigung sind hier reichhaltiger als bei den Zwerg-Ganglienzellen, die darin recht monoton bleiben.

Der Neurit, der vom Zellkörper ausgeht, ist gering stärker als der der s-Zelle. Meist von zarter Natur entwickelt er sich aus einem kegelförmigen Fortsatz des Zellkörpers. In der 9. Schicht ist er nicht zu verfolgen.

n-Ganglienzellen

Zellen, die den von Polyak gefundenen shrub-ganglion-cells entsprechen, konnten nicht eindeutig nachgewiesen werden. Jedoch zeigte die genauere Betrachtung Zellen, die ähnlich strukturiert und gelagert waren.

Es sind dies Zellen, die meist etwas kleiner als die Sonnenschirmzellen sind. Vom Zellkörper, der meist ellipsoide Form besitzt, gehen mehrere Dendriten aus, die sich weit verzweigen (Abb.22, Bild g und h). Die Verzweigung ist lockerer als bei anderen Zellen und breitet sich in der gesamten 7.Schicht aus. Nicht alle Dendriten scheinen vom oberen Pol der Zelle abzugehen, auch seitliche Abgänge (Abb.22, Bild1) kommen vor.

In Bild 1, links unten wird deutlich, daß Endausläufer sich oft noch einmal zu einem kleinen Pinsel aufzweigen. Eine Verbindung dieser Baumspitzen-nester mit Zwerg-Bipolarzellen und Zwerg-Ganglienzellen, wie sie Polyak beschreibt, fiel in den vorhandenen Präparaten nicht auf. Auch sind solche Verbindungen im Bildmaterial von Polyak nicht vorhanden.

o-Ganglienzellen - p-Ganglienzellen

Ähnliche Zellen wie die von Polyak small-diffuse-ganglion-cells, von denen in der Literatur leider keine Abbildungen zu finden waren, konnten in den Präparaten wenige nachgewiesen werden. Es sind dies Zellen mit einem kugeligen, etwas gedrunghenen Zellkörper (Abb.22, Bild i), die sich jedoch nur wenig von den p-Ganglienzellen unterscheiden. Der Zellkörper liegt nahe der inneren reticulären Schicht, die Dendriten verteilen sich sofort, nachdem sie den Zellkörper verlassen haben, durch die ganze 7.Schicht und haben ein großes Ausbreitungsgebiet, wie es in der Abbildung leider nicht zum Ausdruck kommt. Da bei der Schnittdicke die äußerst feinen Dendriten nie mit dem Zellkörper zusammen in einer Ebene liegen, ist es nicht möglich, alle Dendriten in einem Bild festzuhalten. Durch eine Serie von Aufnahmen, bei denen verschiedene Zonen des Schnittes deutlich eingestellt wurden, ist es dann gelungen, die Zelle mit all ihren Ausläufern durch Zeichnung darzustellen (siehe Abb.23). Die Verzweigung zeigt jedoch keine Unterschiede zu anderen Zellen, die etwas anders in ihrer Zellkörperform gestaltet sind und an die garland-cells von Polyak erinnern. Nur an ganz vereinzelter Zellen waren deutliche Unterschiede festzustellen, im allgemeinen haben diese beiden Zelltypen jedoch so viele Gemeinsamkeiten, daß sie hier zusammen beschrieben werden.

Was stärker auffiel an diesen beiden Zellarten, war der starke Neurit, der in die 9.Schicht zieht. Wenn es bei den bisher beschriebenen s-, m- und n-Zellen ein feiner Neurit war, der den Zellkörper verließ, so ist es hier ein grober, oft knotiger Achsenzyllinder.

r-Ganglienzellen

In der weiten Peripherie fällt eine Zellart besonders ins Auge, die an Größe und eigenwilliger Form sich völlig von den anderen Ganglienzellen unterscheidet. Leider findet man diese Zellart in den Schnitten nur selten, da die Imprägnation durch das Schneiden und Anschneiden dieser Zellen zerstört wird. Der Zellkörper überragt an Größe alle anderen Zellen. Die r-Ganglienzellen sind nur in der weiten Peripherie zu finden, wo nur noch eine lockere Reihe von Ganglienzellen vorherrscht. Aus der Zelle treten ein bis drei breite Hauptdendriten, die sich sofort reichlich teilen und wie die Baumkrone eines alten Baumes ein knorriges Geäst bilden. Die Dendriten zeigen oft Verdickungen in ihrem Verlauf, ohne daß hier immer eine Teilstelle ist.

Der Neurit, der vom Zellkörper ausgeht, ist weitaus kräftiger als die Neuriten der anderen Opticus-Ganglienzellen. Leider läßt sich der Verlauf der Nervenfasern auch hier nicht verfolgen, da die Schnittdicke alle nicht in einer Ebene liegenden Strukturen nicht darzustellen erlaubt.

Auch wird das Bild oft durch überlagernde andere Neuriten und sogar durch Silberkristalle gestört. Dies muß beim Mikroskopieren nicht immer ungünstig sein, stört aber in jeder Aufnahme und gestaltet diese schwierig.

VI. DISKUSSION DER UNTERSUCHUNG UND IHRER ERGEBNISSE

1. Die Auszählung

Wie schon weiter oben kurz angeführt, stieß die Berechnung der genauen Zahl der Ganglienzellen auf große Schwierigkeiten. Dennoch kann die Zahlenbestimmung als eine recht exakte Methode bezeichnet werden. Die größte Ungenauigkeit entsteht beim Auszählen der Schnitte. Diese Fehlerquelle ließ sich aber bei größerer Übung und bei vielen Schnitten ziemlich vermeiden. Es ist schwierig, bei einfachen Färbungen, wie die Hämatoxilin-Eosion-Färbung, die Ganglienzellen sicher von den Gliazellen zu unterscheiden. So kam es, daß die ersten, hier nicht berücksichtigten Schnitte, die zur Auszählung kamen, ganz andere Werte ergaben. Durch eine gewisse Übung gelang es jedoch bald, die Unterscheidung zwischen Ganglienzellen und Gliazellen, die in der Peripherie besonders schwierig ist, zu treffen. Bei der Eisenhämatoxilin-Färbung und der Nissl-Färbung, nach denen die hier angeführten Schnitte ausgezählt sind, machte die Unterscheidung weniger Schwierigkeiten.

Der Rechenfehler, der sich einstellte, bleibt wie angeführt, zu gering, als daß er ins Gewicht fiele. Mit der so bestimmten Zahl der Ganglienzellen kann man einen direkten Schluß auf die Zahl der zentripetalen Nervenfasern ziehen, die mit der Zahl der Ganglienzellen gleich sein muß, da die zentripetalen Fasern nichts anderes als die Neuriten der Ganglienzellen sind. Ob es in der Ganglienzellschicht der Retina auch Querverbindungen unter den Zellen gibt, ist nicht sicher auszuschließen. Die errechneten Zahlen von 1 082 392 - 1 483 337 Ganglienzellen würden dies zulassen. Andererseits stimmen diese Zahlen mit der von Oppel am Sehnerv eines 37 jährigen Patienten ausgezählten Nervenfasern überraschend überein. (Nach Oppel, Graef. Arch. f. Ophthal. 166, S. 19-27, 1963, Auszählung von 1 186 172 zentripetalen Nervenfasern am Opticus). Andere Verfasser geben nur Zahlen von 800 000 - 1 000 000 Nervenfasern im Sehnerv an.

Die Probleme der Netzhaut, die uns die Sehvorgänge stellen, sind noch keineswegs geklärt. Die Zahl der Stäbchen und Zapfen ist bekannt, auch die Zahl der Ganglienzellen und Nervenfasern. Wie aber sind die synaptischen Zusammenhänge, wie die funktionellen Koordinationen, die von den Sinneselementen ausgehen?

Alle diese Überlegungen über funktionelle Zusammenhänge der Erregungsfortleitung müssen von den anatomischen Gegebenheiten ausgehen.

Schon 1908 erklärte Pütter in seiner Schrift "Organologie des Auges": "Für die Sehschärfe sind zwei Momente maßgebend: die Feinheit des Netzhautbildes und die Feinheit der Verarbeitung der Eindrücke durch das Nervensystem. Man muß die Größe des Innervationsbezirkes kennen, das heißt die Flächengröße der Netzhaut, die auf eine Nervenfasern, eine Ganglienzelle, entfällt. Meist kommt eine größere, oft sehr große Anzahl Endelemente auf eine Nervenfasern. Nur in der Area centralis des Menschen fallen die Größe des Innervationsbezirkes und der Querschnitt eines Endelementes zusammen."

Wenn dies alles sehr klar und eindeutig klingen mag, so fehlen doch die Kenntnisse der genaueren Zusammenhänge zwischen dem Beginn der Erregung in dem Sinneselement und der zusammengefaßten koordinierten und kombinierten Weiterleitung eines Sinneseindrucks, der von der Ganglienzelle ausgeht, ja ausgehen muß, da die Zahl der Übertragungsstellen viel geringer ist als die Zahl der Elemente, die die Eindrücke aufnehmen. Im Durchschnitt kommen auf jede Ganglienzelle 94 Zapfen und Stäbchen. Dies mag vielleicht das Problem veranschaulichen, welches hier noch genau zu klären gilt.

2. Die Morphologie

Wenn es auch an manchen Details fehlen mag, so gibt die Arbeit doch in einigem Aufschluß über die Morphologie der Ganglienzellen der Netzhaut des Menschen. Viele Unklarheiten konnten nicht beseitigt werden, da es für die erforderlichen Spezialfärbungen an geeignetem Operationsmaterial fehlte. Die eigenen Beobachtungen standen in keinem grundsätzlichen Widerspruch zu früheren Arbeiten, die die Morphologie der Ganglienzellen, vorwiegend an Präparaten von Primatennetzhäuten, beschrieben. Das menschliche Auge zeigt also keine Unterschiede auch in der speziellen Mikroskopie zu den höheren Säugetieren. Die größten Schwierigkeiten für die Herstellung geeigneter Präparate (Silberimprägnation nach Golgi, und viele andere) war die Beschaffung geeigneten Materials. Dies ist sicher mit der Grund, daß auf diesem Gebiet bisher noch keine Veröffentlichungen über die spezielle Morphologie der Ganglienzellen der Netzhaut des Menschen erschienen sind.

Der Grund dafür, daß sich die einzelnen Ganglienzellarten oft nur schwer gegenseitig abgrenzen lassen, liegt sicherlich darin, daß die verschiedenen Formen von Ganglienzellen gleicher Art vom Zentrum zur Peripherie den Ausdehnungsbereich ihres Dendritennetzes ändern. Zwar zeigt sich deutlich, daß es einige sehr differente Zellarten gibt, die sich funktionell wahrschein-

lich völlig voneinander unterscheiden. So die s-Ganglienzellen auf der einen Seite, die nur mit je einer Bipolarzelle in Kontakt stehen und deshalb nicht mehrere Impulse koordinieren, und auf der anderen Seite die o-, p- und r-Ganglienzellen, die ein Ausbreitungsgebiet ihrer Denriten bis zu 0,5 mm zu besitzen scheinen. Hier werden die Erregungen vieler Sinneselemente aufgenommen und verarbeitet.

Zwischen diesen beiden Extremen aber liegt eine Vielfalt verschiedener Zellformen, die sich oft nur sehr schwer einordnen lassen. Hier scheint eine Einteilung unter rein morphologischen Gesichtspunkten, ohne daß man gewisse funktionelle Rückschlüsse ziehen kann, als eine zu gewollte Schematisierung.

Wenn die Beschreibung in manchen Gebieten nur knapp ist, so meist deshalb, weil diese Tatsachen schon in dem ersten Teil der Arbeit detaillierter geschildert wurden. Als Beweis für die Richtigkeit der hier beschriebenen Morphologie können die beigefügten Aufnahmen angesehen werden. Nur wenige Tatsachen waren so geartet, daß sie auf dem Film nicht zur Geltung kamen, im Präparat aber deutlich erkannt werden konnten, auf diesem Gebiet enttäuschten viele frühere Arbeiten, die zwar ausführliche Beschreibungen, jedoch nur sehr geringes Bildmaterial lieferten.

VII. ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der Arbeit war es, die Zahl der Ganglienzellen des Ganglion opticum zu bestimmen. Anhand von Medianschnitten durch den Bulbus ergaben sich Werte, die zwischen 1 082 392 und 1 483 337 Ganglienzellen liegen.

Die morphologische Beschreibung unterscheidet s-, m-, n-, o-, p- und r-Ganglienzellen. Dieser Unterteilung liegen die Arbeiten von Polyak über die Retina zugrunde. Als hauptsächlichstes Untersuchungsmaterial erforschte er die Netzhaut des Rhesus Macacus.

VIII. LITERATURVERZEICHNIS

- ABELSDORFF, G.: Zur Anatomie der Ganglienzellen der Retina. Knapps Arch.d.Ophth. Band 42, S.188.
- BARGMANN, W.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, II, 1951.
- BING, R. - Gehirn und Auge, Benno Schwabe Verlag, Basel,
- BRÜCKNER, R.: 3.Aufl., 1954, S.13-16.
- BIRSCH-HIRSCHFELD, A.: Beitrag zur Kenntnis der Netzhautganglienzellen unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen. Graef.Arch.f.Ophth. Bd. 50, S.166.
- CORYDON, Über den Verlauf der Nervenfasern in der Retina.
- ANERSON, O.: Graef.Arch.f.Ophth. Bd.146, S.292
- DUKE-ELDER, Sir Ste- System of Ophthalmology, Bd.2, The Anatomy of
wart und Kenneth C. the visual system. London 1961, Henry Kimpton,
WYSSAR S.220-225, 230-236, 249-256, 264-271.
- EISLER, P.: Anatomie des Auges, Schiek-Brückner, 1930, Kur-
zes Handbuch der Ophthalmologie I, S.1-149.
- GRAEFE-SAEMISCH: Handbuch der Augenheilkunde, 2.Aufl., Berlin
1931, 1.Band, 2.Abt. Kap.V, Die mikroskopische
Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. S.74-
89, 151-158.
- HAUG, H.: Leitfaden der mikroskopischen Technik. Mikroskopi-
sche, präparative und färberische Verfahren in der
Histologie. Stuttgart, Thieme, 1959.
- MERKEL, F. und Mikroskopische Anatomie des Auges, in: Graefe-
KALLIUS, F.: Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilk. I,
1910.
- MÖLLENDORF, Wilh.v.: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Men-
schen, 3.Bd., bearbeitet von Kolmer-Laube,
Haut und Sinnesorgane, 2.Teil: Auge, Berlin 1936.
S.61, 295-297, 351-368, 375, 397, 469.
- OESTERBERG, G.: Topography of the Layer of Rods and Cones in the
human Retina. Acta ophthalmol., suppl.6, Kopen-
hagen 1935, S.13-14, 21.

- POLYAK, S. -L.: The Retina, The University of Chicago Press, 1941, Chicago, Illinois. S.9-81, 162, 170, 191, 207, 211-218, 230, 309-342, 368-386, 414-416, 447-448.
- POLYAK, S. -L.: The vertebrate visual System, Chicago, University of Chicago Press, 1957. S. XIV, 237-246.
- OPPEL, O.: Über unsere gegenwärtigen Vorstellungen vom Wesen der funktionellen Schwachsichtigkeit. Aus: Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde, Bd.136, 1. Heft, S.1-20 (1960).
- OPPEL, O.: Mikroskopische Untersuchungen über die Anzahl und Kaliber der markhaltigen Nervenfasern im Fasciculus opticus des Menschen. Graef. Arch. f. Ophth. 166, S.19-27 (1963).
- ROHEN, Joh.: Anatomie des Auges, in: Der Augenarzt, Bd. I, herausgegeben von Karl Velhagen, Leipzig 1958, Georg Thieme, S.5-22.
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik, München 1948.
- SCHIEK, A. und BRÜCKNER, A.: Kurzes Handbuch der Ophthalmologie, 1. Band, Berlin 1930, S.105-110, 122-124.
- WATZKA, M.: Kurzlehrbuch der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. Stuttgart 1957, S. 237-242.

Nicht unterlassen möchte ich, meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr.med. O. O p p e l, herzlich zu danken für die Unterstützung, die er mir hat zuteil werden lassen.

Er ermöglichte es mir, daß ich die mikroskopischen Schnitte im histologischen Labor der Augenklinik herstellen durfte, auch hatte ich durch seine Freundlichkeit, mir Literaturhinweise zu geben, manche große Arbeitserleichterung, wofür ich ihm zu Dank verpflichtet bin.

Mein Dank gilt auch der technischen Assistentin der Augenklinik, Fräulein R e n a t e M ü l l e r, die mich im Herstellen der Präparate einwies. Durch ihre technischen Kenntnisse hat sie mir die Arbeit sehr erleichtert.

Für die statistische Beratung danke ich dem Direktor des Institutes für Medizinische Statistik und Dokumentation, Herrn Professor Dr.phil. Dr.med. S. K o l l e r sowie seinem Assistenten Dr. L a n g e.

LEBENS LAUF

Am 23. November 1939 wurde ich, Paul-Diether Steinbach, röm.-kath. Konfession, als Sohn des Studienrates Dr. phil. Paul Steinbach und seiner Gattin Irmgard, geb. Held, in Mainz geboren. Seit 1938 war mein Vater am Gymnasium in Rüsselsheim tätig. Wir wohnten deshalb in dieser Stadt.

Die Kriegsjahre war ich mit meiner Mutter größtenteils allein, da mein Vater im Februar 1942 zum Kriegsdienst eingezogen wurde und erst 1946 aus französischer Kriegsgefangenschaft entlassen wurde.

Ostern 1946 trat ich in die Grundschule ein. Nach vierjährigem Besuch der Volksschule konnte ich Ostern 1950 in die Immanuel-Kant-Schule in Rüsselsheim aufgenommen werden, in der ich im Februar 1959 das Abitur bestand.

Seit 1957 wohnen wir in Mainz. So begann ich im Sommersemester 1959, nach meiner Zulassung zum Medizinstudium, an der Johannes Gutenberg-Universität, hier, zu studieren. Nach meiner naturwissenschaftlichen Vorprüfung 1960 und dem Physikum im Jahre 1961 studierte ich ein Semester in Freiburg i.Br.

Im siebten Semester begann ich diese Arbeit, die ich im Wintersemester 1963/64, meinem 10. Semester, fertigstellen konnte.

